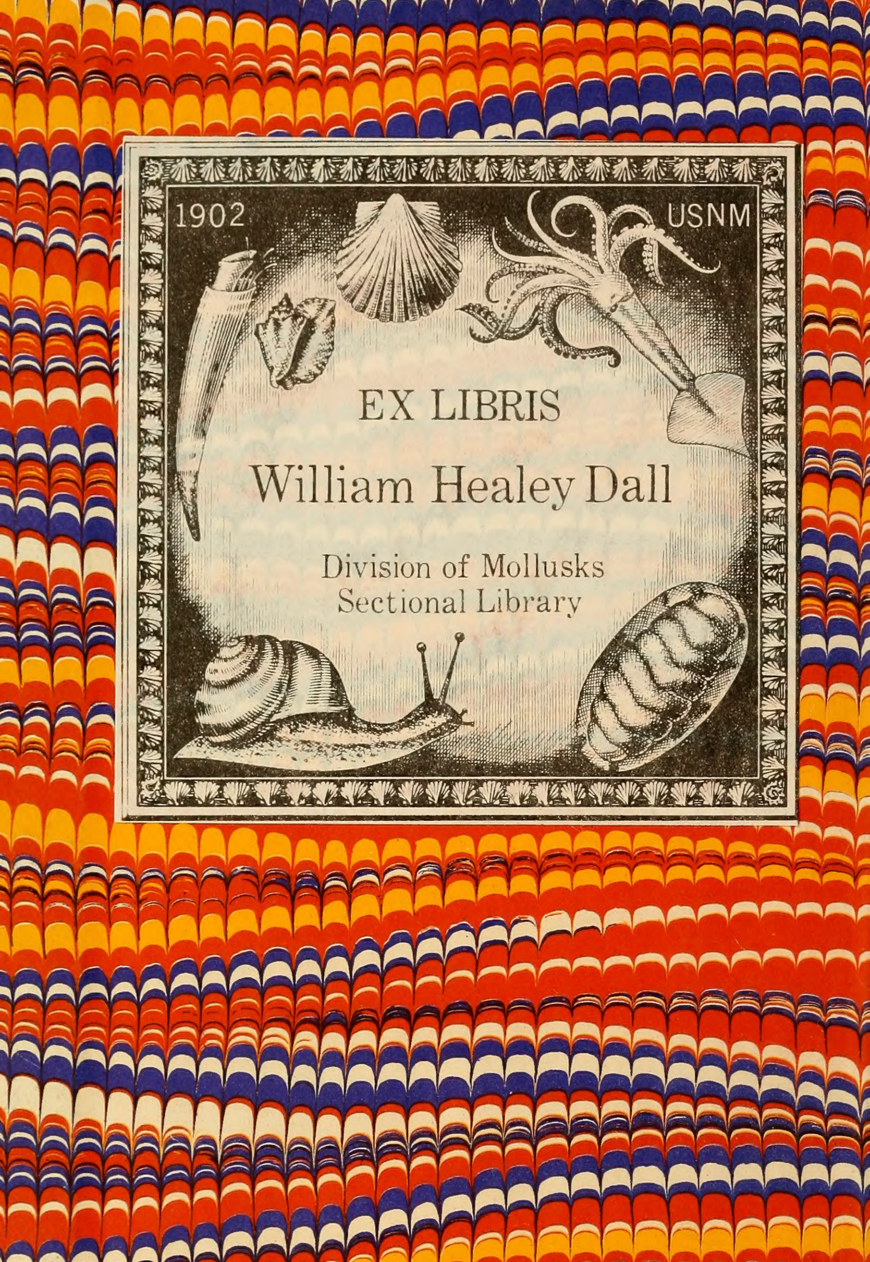

1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library



I NABIAS

RECHERCHES

HISTOLOGIQUES

ET

ORGANOLOGIQUES

SUR LES CENTRES NERVEUX DES GASTÉROPODES

Par B. de NABIAS,

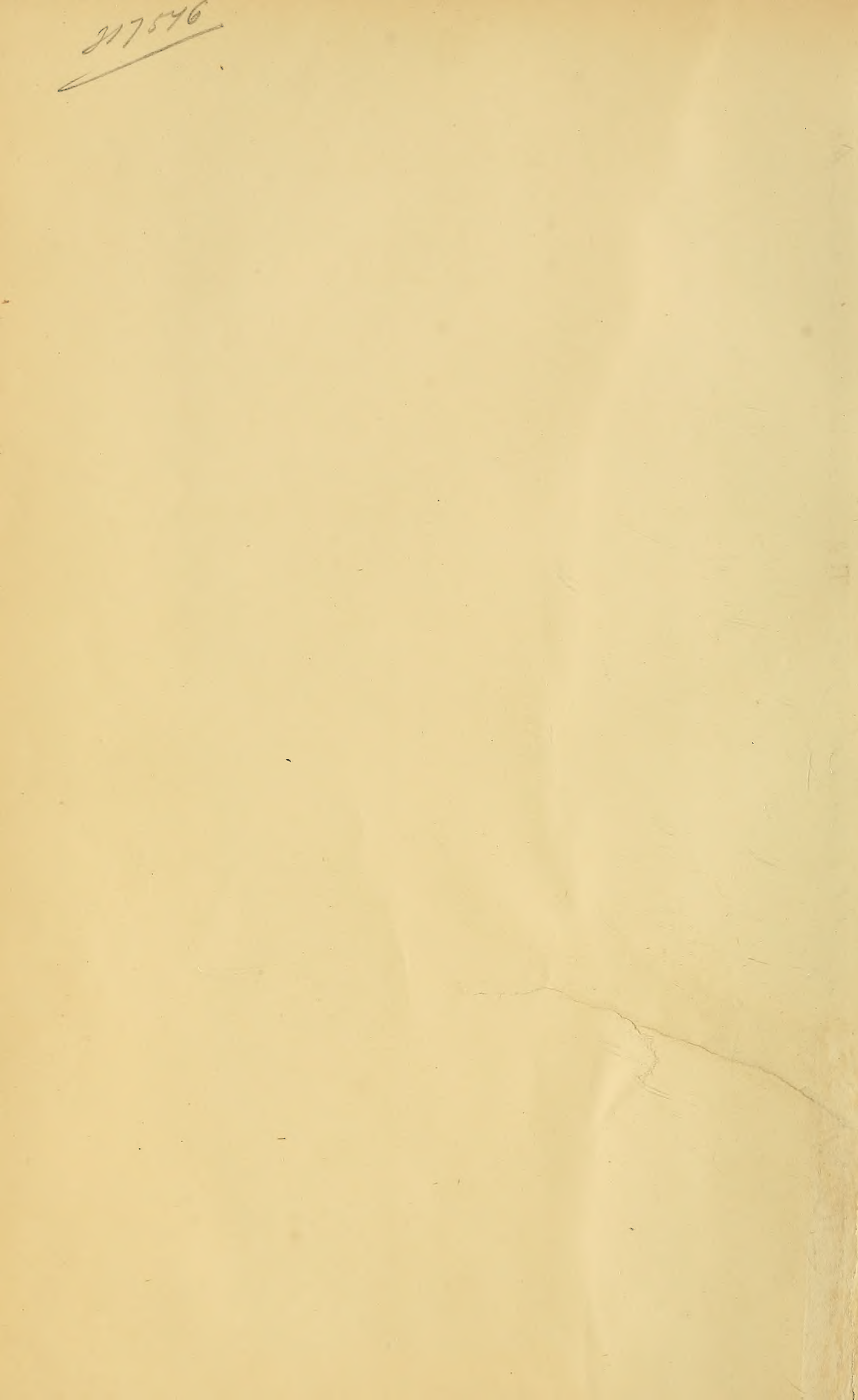
DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Bordeaux.

BORDEAUX

IMPRIMERIE J. DURAND, RUE CONDILLAC, 20

1894

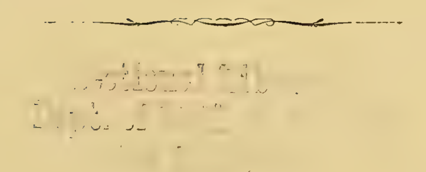

217576

RECHERCHES HISTOLOGIQUES ET ORGANOLOGIQUES SUR LES CENTRES NERVEUX DES GASTÉROPODES

Par B. de NABIAS,

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Bordeaux.



BORDEAUX

IMPRIMERIE J. DURAND, RUE CONDILLAC, 20

—

1894

Extrait des ACTES *de la Société Linnéenne de Bordeaux.*

PLAN GÉNÉRAL

Pages.

Introduction 7

PREMIERE PARTIE

Histologie générale du système nerveux.

I. TECHNIQUE HISTOLOGIQUE 21
- Fixation des éléments anatomiques 21-24
- Colorations 24
- Colorations en masse 25
- Méthode de Heidenhain 26
- Méthode de Viallanes 27
- Colorations sur lame 28
- Inclusion 28
- Collage et montage des coupes 29
- Orientation des coupes 29
- Construction de modèles du cerveau en carton et en cire 30
- Méthodes de Golgi et d'Ehrlich 31-38

II. CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES SUR L'HISTOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX DES INVERTÉBRÉS 39-56

III. OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES SUR LE SYSTÈME NERVEUX DES GASTÉROPODES 57

1. Éléments nerveux 58
   - Cellules ganglionnaires proprement dites ou cellules du type I 60
   - Petites cellules à noyau sphérique. Cellules chromatiques ou cellules du type II 83
   - Remarques sur le volume et la différenciation physiologique des cellules nerveuses 93
   - Fixité et symétrie des éléments nerveux 93
   - Névroglie 103
2. Origine directe des nerfs 106
3. Terminaison des fibres centripètes 112
4. Substance ponctuée 116

DEUXIÈME PARTIE

Recherches organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes pulmonés

(Helix, Arion, Zonites et Limax.)

ANATOMIE MACROSCOPIQUE EXTERNE

Pages.

1. Technique Anatomique.................................... 121
2. Système nerveux d'*Helix*.................................... 124
   Nerfs cérébraux. Origine apparente et terminaison........ 128
3. Système nerveux d'*Arion*.................................... 134
4. Système nerveux de *Zonites*.................................... 136
5. Système nerveux de *Limax*.................................... 139

ANATOMIE MICROSCOPIQUE INTERNE OU TOPOGRAPHIE CÉRÉBRALE

1. Remarques au sujet de l'étude de la Topographie cérébrale chez les Gastéropodes pulmonés.................... 143
2. Topographie interne du cerveau d'*Helix*.................. 144
   Protocérébron.................................... 145
   Mésocérébron.................................... 148
   Post-cérébron.................................... 150
   Connectif cérébro-viscéral.................................... 151
   Connectif cérébro-pédieux.................................... 152
   Commissure transverse sus-œsophagienne............... 152
   Nerfs cérébraux. Origine réelle.................... 153
   Remarques sur le *lobule de la sensibilité spéciale*........ 158
3. Topographie interne du cerveau d'*Arion*.................. 161
4. Topographie interne du cerveau de *Zonites*................ 165
5. Topographie interne du cerveau de *Limax*................ 167
6. Degré de parenté et d'évolution morphologique des types considérés. Rôle secondaire de la coquille et importance prépondérante de la topographie cérébrale interne dans la classification zoologique.................... 169

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.................................... 175

1. Histologie.................................... 175
2. Organologie.................................... 181
   Index bibliographique des ouvrages cités dans le texte.... 185
   Explication des planches.................................... 193

Figures du texte :

Fig. 1. — Coupe pratiquée à travers les ganglions viscéraux d'*Helix aspersa*.................................... 65

Pages.

Fig. 2. — Coupe oblique profonde, pratiquée dans le cerveau d'*Helix aspersa*.................................. 84

Fig. 3. — Coupes sériées pratiquées dans les ganglions viscéraux postérieurs d'*Aplysia punctata*.................... 108

Fig. 4. — Coupe oblique superficielle pratiquée dans la région postéro-externe d'*Arion rufus*..................... 114

Fig. 5. — Coupe de l'otocyste dans la direction du nerf.......... 115

RECHERCHES

HISTOLOGIQUES ET ORGANOLOGIQUES

SUR LES CENTRES NERVEUX DES GASTÉROPODES

INTRODUCTION.

L'étude de la structure interne du cerveau (1) chez les Gastéropodes est presque à faire de toutes pièces. Malgré le grand nombre de travaux qui existent actuellement sur le système nerveux des Mollusques, on peut dire que l'anatomie microscopique de cet organe a été absolument délaissée et que la topographie externe a été à peu près seule l'objet des recherches des anatomistes (2). Le plus souvent, on s'est contenté, en décrivant les centres cérébroïdes chez ces animaux, d'indiquer leur forme générale sans faire connaître les différentes régions qui les constituent et sans rechercher les véritables origines des nerfs. Cependant M. de Lacaze-Duthiers a fait ressortir, dès 1872 (3), tout l'intérêt qui s'attache à la connaissance des ganglions cérébroïdes, en montrant le degré de différenciation qu'ils peuvent atteindre déjà chez les Pulmonés aquatiques. Les ganglions, au lieu de se présenter sous la forme de bandelettes simples, homogènes, en continuation avec les nerfs sans ligne de démarcation bien tranchée, offraient à l'auteur les indices

(1) On donne le nom de cerveau ou de ganglions cérébroïdes chez les Mollusques comme chez les Arthropodes à la masse nerveuse sus-œsophagienne qui donne naissance aux nerfs de la sensibilité spéciale.

(2) Voir la Bibliographie des Travaux anatomiques dans la Thèse de M. L. Bouvier : Système nerveux des Gastéropodes Prosobranches, *Ann. des Sc. nat.*, T. III, 1887, et dans le Mémoire de M. F. Bernard : Organes palléaux des Prosobranches. *Ann. des Sc. nat.*, T. IX, 1890.

(3) H. de Lacaze-Duthiers. Du système nerveux des Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. *Arch. de Zool. exp.*, T. I, 1872, p. 493.

d'une structure plus compliquée qui l'amenait à formuler les conclusions suivantes :

1° Les ganglions post-œsophagiens ou cérébroïdes présentent des lobes et lobules ayant une structure et probablement des attributions diverses ;

2° Sur la face postérieure de ces ganglions, on voit un lobule autour duquel se groupent les origines des nerfs optiques, acoustiques et tentaculaires. Ces derniers étant considérés par beaucoup de malacologistes comme les nerfs de l'olfaction, on doit donner le nom de lobule de la sensibilité spéciale à ce mamelon.

Ces résultats obtenus à une époque où les méthodes d'investigation microscopique n'étaient pas perfectionnées comme elles le sont aujourd'hui ne pouvaient être absolument complets. D'ailleurs, l'auteur lui-même fait remarquer « qu'il sera nécessaire de faire une histologie détaillée de ce centre sus-œsophagien, car il importe d'avoir une connaissance étendue de la structure interne par région de cet organe; des difficultés très grandes s'opposent encore à ce qu'on puisse établir des principes généraux définitifs. On ne doit donc voir ici qu'un essai destiné à prouver que des régions différentes distinctes existent dans ces masses ganglionnaires qu'on n'avait jusqu'ici considérées que dans leur ensemble, sans attacher d'importance aux particularités qui se rapportent aux origines des nerfs nombreux dont les fonctions, pour être en rapport avec la sensibilité, n'en sont pas moins distinctes, puisqu'ils se rendent à des parties constamment les mêmes » (1).

Ainsi M. de Lacaze-Duthiers, en indiquant le degré de différenciation que présentait le système nerveux des Pulmonés aquatiques, ouvrait la voie à des recherches nouvelles.

Le travail de M. de Lacaze-Duthiers date de vingt ans déjà, et malgré ce long intervalle, on peut presque dire qu'aucune notion nouvelle et précise ne s'est ajoutée aux connaissances que l'on avait alors sur le cerveau des Gastéropodes.

Dans son travail sur le *Zonites algirus* (2), M. Sicard fait

---

(1) H. de Lacaze-Duthiers. *Loc cit.*, p. 454.

(2) H. Sicard. *C. R. Académie des sciences*, 28 juillet 1873, et Recherches anatomiques et histologiques sur le *Zonites algirus*. Paris, 1874.

bien remarquer que la masse sus-œsophagienne est loin d'avoir une composition aussi simple que celle qu'on lui indiquait généralement. Cette masse présente, en effet, des lobules distincts; parmi ces lobules, il en est un, antérieur par sa position et différent des autres par sa structure, qu'il faut considérer comme l'analogue du *lobule de la sensibilité spéciale* décrit par M. de Lacaze-Duthiers chez les Gastéropodes aquatiques. Comme ce dernier, il formerait le lieu d'origine commun aux trois nerfs : olfactif, optique et acoustique. Si M. Sicard avait pu élucider les relations existant entre les lobules qu'il indique et préciser l'origine réelle des nerfs qui partent du cerveau, il aurait vu qu'il n'y a pas un point d'origine commun pour les trois nerfs de la sensibilité spéciale cités plus haut. Tandis que les nerfs optique et acoustique paraissent essentiellement constitués par des fibres centripètes, le nerf olfactif emprunte au lobe cérébro-viscéral deux faisceaux ascendants centrifuges qui vont se rendre d'une manière indépendante dans les ganglions terminaux des tentacules, comme si le siège de l'olfaction se trouvait localisé dans ces ganglions au lieu d'être situé dans le cerveau.

Aussi la topographie interne de la masse sus-œsophagienne chez le *Zonites*, dont la différenciation externe en lobules est déjà visible par simple dissection, reste-t-elle tout entière à faire. Il faut donc pénétrer plus intimement dans l'intérieur du cerveau pour saisir d'une façon précise le plan fondamental de son organisation.

Dans son mémoire sur l'organisation et le développement de l'Oncidie, M. Joyeux-Laffuie (1) signale à son tour sur le côté externe de chaque ganglion cérébroïde un mamelon, une sorte de tubercule différencié duquel partiraient les nerfs sensoriels, et il le désigne également sous le nom de *lobule de la sensibilité spéciale* de M. de Lacaze-Duthiers. Mais l'auteur ne nous fait point connaître la structure interne du cerveau de ce gastéropode ni l'origine des différents nerfs sensoriels ou autres. A ce point de vue, les observations de M. Joyeux-Laffuie sur l'Oncidie ne sont pas plus complètes que celles de M. Sicard sur le *Zonites*. Ajoutons enfin que les descriptions essentiellement anatomiques

---

(1) Joyeux-Laffuie. Organisation et développement de l'Oncidie. *Archives de zool. exp. et gén.*, T. X, 1882.

de M. Amaudrut sur le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés ne nous éclairent pas davantage sur la topographie cérébrale des types considérés (1).

On voit que les travaux de ces auteurs n'ont pas été faits dans l'unique préoccupation d'étudier d'une manière approfondie les centres nerveux de ces animaux. Il faut reconnaître aussi que la méthode des coupes successives, qui seule était capable de conduire à des résultats précis, n'avait encore été appliquée que par quelques rares histologistes, à l'étude des centres nerveux des invertébrés. Böhmig (2) a, le premier, employé cette méthode pour l'étude des centres nerveux des Gastéropodes. C'est le seul auteur qui ait essayé de décrire la topographie interne du système nerveux central chez deux types de mollusques : *Helix Pomatia* et *Lymnæa stagnalis*. Malgré que le travail de Böhmig ait été fait à l'aide de coupes sériées, il faut reconnaître qu'il ne donne qu'une bien faible idée de l'organisation des centres cérébroïdes chez les Pulmonés. Au point de vue microscopique, les divisions établies dans le cerveau sont exactes, mais les résultats sont tout à fait incomplets en ce qui concerne les relations existant entre les différentes parties cérébrales et la véritable origine des nerfs.

Chez *Helix Pomatia*, l'auteur établit pour chaque ganglion cérébroïde trois divisions, qu'il distingue par les n^os^ I, II et III. Il se base sur les différences d'aspect que présentent les cellules ganglionnaires propres à chacune de ces parties. Ces différences sont pourtant bien inégales. Si la division II peut être nettement caractérisée par ses cellules de petite taille qui ne se retrouvent nulle part dans les centres nerveux, excepté dans les ganglions terminaux des tentacules, il n'en est pas de même des divisions I et III dans lesquelles les cellules appartiennent au même type et ne présentent entre elles que des différences de volume peu appréciables. Mais si nous faisons

---

(1) Amaudrut. Le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés (Achathine, Bulime, Hélix, Nanina, Vaginule). *Bulletin de la Société philomathique de Paris*, 7e série, T. X, 1886, p. 107.

(2) Ludwig Böhmig. Beiträge zur kenntniss des centralnervensystems einiger Pulmonaten Gasteropoden : *Helix Pomatia und Lymnæa stagnalis*. Leipzig, 1883.

remarquer qu'elles peuvent être délimitées sous forme de lobules distincts par la simple dissection anatomique, du moins dans la majorité des cas, les divisions de Böhmig peuvent être conservées, tout en modifiant leur appellation pour la commodité de la description et la compréhension plus facile du texte.

La division I, la plus étendue, correspond à toute la région postérieure du cerveau (*Région post-cérébrale*). Elle est en rapport en arrière avec les connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral, et donne naissance sur les côtés aux nerfs labiaux ainsi qu'au nerf pénial à droite.

La division II qui serait mieux dénommée division I, à cause de sa situation tout à fait antérieure, correspond à un lobule ovoïde, nettement visible à l'œil nu, de chaque côté et en avant des ganglions cérébroïdes. Ce lobule, qui tranche par sa forme et par sa couleur blanchâtre sur le reste du cerveau, correspond au lobule de la sensibilité spéciale de M. de Lacaze-Duthiers, signalé par M. Sicard dans le Zonites, et par M Joyeux-Laffuie dans l'Oncidie. De son extrémité externe partent les nerfs tentaculaire et optique. On peut lui donner le nom de *région proto-cérébrale*.

La division III est constituée par une grosse masse de cellules ganglionnaires placées au devant de la commissure en dedans des ganglions cérébroïdes. Elle est intermédiaire entre la région proto-cérébrale (division II), et la région post-cérébrale (division I). Aussi peut-on la désigner sous le nom de *région méso-cérébrale*.

Cette région a été décrite anatomiquement par P. Fischer et H. Crosse (1).

« En rapport avec le bord antérieur de la commissure et avec le bord interne de chaque renflement cérébroïde antérieur, on voit chez certains Gastéropodes, dit M. Fischer, une paire de petits ganglions distincts, presque indépendants chez les *Eucalodium*, où je les ai découverts, moins développés chez les *Anostoma*, *Bulimulus*, *Orthalicus*, où ils forment une saillie de chaque côté de la ligne médiane. Je ne les ai pas aperçus chez *Glandina*, *Streptostyla*, *Testacella*. »

(1) P. Fischer et H. Crosse. Sur la disposition générale du système nerveux chez les Mollusques gastéropodes. *C. R. Académie des sciences de Paris*, T. LXXXI, 1875.

Les renflements commissuraux ne peuvent pas toujours être facilement aperçus par simple dissection chez les Gastéropodes dont l'enveloppe de tissu conjonctif névrilématique est très épaisse et masque presque entièrement la forme du cerveau. Mais les examens microscopiques démontrent que cette région cérébrale est constante, et qu'elle se présente avec les mêmes caractères et avec les mêmes connexions dans les genres *Helix, Arion, Zonites* et *Limax*, que nous avons particulièrement étudiés. Elle doit pouvoir se retrouver aussi bien chez *Glandina, Streptostyla* et *Testacella*, comme ne tarderont pas à le démontrer les observations histologiques ultérieures.

Ces trois divisions, admises par Böhmig dans le cerveau d'*Helix Pomatia*, sont, comme on le voit, conformes aux données fournies par l'anatomie externe, et elles peuvent être conservées sous les noms de régions proto-cérébrale, méso-cérébrale et post-cérébrale qui ont l'avantage de fixer immédiatement le lecteur sur la situation des parties dont on parle.

Quant aux rapports intimes existant entre ces régions, ainsi qu'à l'origine exacte et au parcours des faisceaux nerveux dans l'épaisseur du cerveau, Böhmig, comme nous le disons plus haut, ne donne et ne peut donner d'ailleurs qu'une description incomplète.

Cela tient, en grande partie, aux idées histologiques adoptées par cet auteur sur la structure des masses ganglionnaires. A l'exemple de bien d'autres qui ont écrit sur la topographie cérébrale des invertébrés, tels que Viallanes dans ses premiers travaux, Saint-Remy et tous les auteurs en somme qui, à la suite de Leydig, ont admis l'origine indirecte des nerfs, Böhmig s'est borné à chercher l'origine des faisceaux nerveux dans la masse centrale des ganglions, limitant le point de départ à la substance ponctuée, et ne se préoccupant pas d'aller jusqu'à la cellule qui donne naissance aux fibres constituantes de ces faisceaux. Dès lors, les résultats ne peuvent avoir qu'une valeur approximative.

Depuis 1883, époque à laquelle parût le travail de Böhmig, aucune tentative nouvelle n'a été faite dans le même sens, et il est même curieux de voir combien le groupe des Mollusques a été délaissé à ce point de vue, alors que le cerveau des Arthropodes était l'objet des recherches persévérantes d'un grand

nombre d'anatomistes éminents, tels que Dielt (1), Flögel (2), Berger (3), Bellonci (4), Saint-Remy (5), Viallanes (6). Après dix années de recherches ininterrompues, ce dernier savant a pu donner, en mettant en harmonie ses propres découvertes avec celles des autres auteurs, un schéma de l'organisation des centres nerveux dans les principaux groupes d'Arthropodes (7).

Nous avons donc pensé que nous comblerions une lacune en reprenant d'une façon systématique l'étude de la topographie cérébrale chez les Gastéropodes pulmonés terrestres.

Parmi les auteurs récents qui ont eu l'occasion de pratiquer des coupes dans les centres nerveux des Mollusques, au cours de recherches dirigées dans un autre but chez ces mêmes animaux, l'idée est venue à quelques-uns d'une étude sur l'anatomie interne des ganglions cérébroïdes, sans que toutefois cette idée ait été mise à exécution, soit que le cerveau des animaux qu'ils étudiaient ne leur parût pas assez différencié, soit en raison même des difficultés inhérentes à un tel sujet.

Dans son excellente monographie du *Cyclostoma elegans,*

---

(1) M. J. Dielt. Die organisation des Arthropodengehirns. *Zeitschr., f. w., Zoologie*, XXVII, 1876.

(2) J. H. L. Flögel. Ueber den einheitlichen Bau des gehirns in den verschidenen Insecten-Ordnungen. *Zeitschr., f. w., Zool.*, XXX, suppl., 1878.

(3) E. Berger. Untersuchungen über den bau des gehirns und der Retina der Arthropoden. *Arb. aus dem Zool. Inst. zu Wien.*, 1, 1878.

(4) G. Bellonci. Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis, *Ann. d. Mus. civ. di Genova*, XII, 1878; id. Sistema nervoso ed organi de sensi dello Sphœroma serratum. *Reale Accad. de Lincei,* 1881; id. Nuove Ricerche sulla structura del ganglio ottico della Squilla Mantis. *Acc. delle scienze di Bologna*, 1882; id. Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfactori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. *Reale Acc. de Lincei*, 1881-1882; id. Intorno all ganglio ottico degli Arthropodi superiori. *Intern. Monatschrft.* III, 1886.

(5) G. Saint-Remy. Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates. *Arch. de Zool. exp. et gén.* (2e série), T. V *bis*, supp., 1887.

(6) H. Viallanes. Études sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (5 mémoires), *Ann. des Sc. nat. zool.;* et *Bibliothèque des Hautes-Études,* sc. nat., 1885-1887.

(7) H. Viallanes. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (6e mémoire), *Ann. des sc. nat. zool.*, T. XIV, 1893.

M. Garnault (1), s'exprime ainsi à ce sujet : « Les nombreuses recherches que j'ai faites sur la topographie des centres nerveux, et en particulier des ganglions cérébroïdes, ne m'ont pas fourni des résultats en rapport avec la peine que j'ai prise.

» Cet insuccès relatif ne me paraît pas devoir être attribué aux méthodes dont je me suis servi. J'ai pu facilement faire de nombreuses séries de coupes au $\frac{1}{200}$ mill. dans toutes les directions, mais cette étude est tellement compliquée, la direction des faisceaux nerveux dans les ganglions, leurs rapports avec les cellules et les nerfs sont tellement difficiles à élucider, que j'ai dû abandonner ce travail que l'on pourrait peut-être reprendre avec fruit sur quelque animal beaucoup plus gros. »

M. Garnault fait ressortir admirablement les difficultés que comporte l'étude de la topographie interne des centres nerveux et rend bien compte de l'impression que l'on éprouve lorsqu'on étudie les premières coupes que l'on a faites dans ce but. Malgré les perfectionnements apportés aux méthodes actuelles, ce n'est parfois qu'au prix de mille efforts que l'on parvient à obtenir dans une étude semblable des résultats ne laissant prise à aucun doute. En dehors des difficultés tenant à l'orientation des pièces, laquelle doit être minutieusement réglée pour obtenir les sections les plus favorables suivant tel ou tel sens, et en écartant aussi celles qui résultent de l'imperfection des colorations pour les éléments nerveux et particulièrement pour les prolongements des cellules ganglionnaires avec les colorants les plus usités, tels que les divers carmins et les couleurs d'aniline, il en est d'autres inhérentes aux types mêmes de mollusques que l'on choisit. Chez certains d'entre eux, en effet, les éléments nerveux sont très condensés et leur étude est par là même très délicate. Mais il ne faudrait pas croire, et c'est l'erreur dans laquelle sont tombés beaucoup d'histologistes, que les séries de coupes au $\frac{1^{mm}}{200}$ soient les meilleures pour étudier les différentes régions d'un cerveau et voir les rapports qu'elles affectent entre elles. Comme il est possible de faire plusieurs coupes de cette épaisseur sur certaines cellules très volumineuses des

---

(1) P. Garnault. Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*, Bordeaux, 1887.

centres nerveux des Mollusques, il est facile de comprendre toute la difficulté qu'il y aura à suivre à distance un prolongement nerveux émanant de ces cellules, pour peu qu'il ait une direction oblique par rapport à la section, et l'on entrevoit dès lors toute la peine qu'il faudra prendre, si on doit le rechercher sur des coupes successives dont le nombre sera d'autant plus grand qu'elles seront plus minces. Pour les études de détail et de structure fine des éléments nerveux, les coupes minces sont indispensables. Mais pour les études de topographie, les coupes épaisses sont au contraire éminemment favorables, comme cela a été bien démontré par tous les histologistes qui, dans ces dernières années, ont appliqué à l'étude des centres nerveux la méthode de Golgi.

Si l'Anatomie interne des centres nerveux des Gastéropodes nécessite une étude nouvelle, on ne peut pas non plus, à l'heure actuelle, passer sous silence l'histologie des éléments nerveux. Après les récentes découvertes sur la morphologie et la structure des centres nerveux dues en grande partie aux travaux de Golgi, Ramon y Cajal, Köllicker, Van Gehuchten, Nansen, Retzius, Von Lenhössek et Viallanes chez les vertébrés et chez quelques invertébrés, découvertes qui modifient entièrement le schéma des réflexes nerveux tel qu'il est encore admis aujourd'hui dans la plupart des Traités classiques, il n'était pas sans intérêt de voir s'il était possible d'étendre les résultats acquis au groupe des Mollusques chez lesquels la vérification pouvait être d'autant plus facile qu'on devait *à priori* se trouver en présence d'une structure du système nerveux beaucoup plus simple. D'ailleurs, comme nous le démontrerons plus tard, la structure du système nerveux des invertébrés n'est pas parfaitement connue. Nansen (1) et Retzius (2) montrent qu'il n'y a peut-être pas de question dans le vaste domaine de l'histologie qui soit l'objet d'opinions plus contradictoires. Chez les Mollusques, si l'on en juge par le récent

---

(1) Fridjof Nansen. The structure and combination of the histological elements of the central nervoussystem. *Bergens Museums Aarsberetning for* 1886, Bergen 1887.

(2) Gustaf Retzius. Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge.* I. Stockholm, 1890.

mémoire de M. Félix Bernard (1) sur les organes palléaux des Prosobranches, la question du système nerveux est plus neuve encore que partout ailleurs.

Nous devions chercher à expliquer les nombreuses contradictions des savants qui ont formulé leur opinion sur les principaux problèmes que soulève la structure du système nerveux des invertébrés. Il était en outre très important d'être bien fixé sur la structure intime de ce système pour arriver à des résultats précis touchant l'organisation cérébrale. Dans ces conditions, il nous a semblé qu'un chapitre spécial d'histologie fine du système nerveux des Gastéropodes devait tenir une large place au début de ce travail.

En commençant ces recherches à la station zoologique d'Arcachon, en août 1890, nous avions l'idée, en raison même des nombreux matériaux d'étude que nous pouvions avoir à notre disposition, de faire l'anatomie microscopique du cerveau dans les trois groupes de Gastéropodes : les Pulmonés, les Opisthobranches et les Prosobranches. Nous n'avons pas tardé à voir que c'était là une étude de très longue haleine, et nous avons jugé qu'il était préférable de la scinder en plusieurs parties distinctes pour éviter d'aller trop vite. Aussi, nous nous sommes contenté de donner dans ce premier mémoire les résultats de nos investigations sur les Pulmonés. Ce sont ces derniers que nous avons choisis tout d'abord, à cause de la différenciation très marquée de leur cerveau et du développement de leurs organes des sens. Nous devons dire que dans cette étude sur le système nerveux des Gastéropodes, c'est le cerveau qui a fixé particulièrement notre attention. En se basant sur les beaux travaux de Hermann Fol (2) et de Kowalewski (3), il faut admettre que seuls les ganglions cérébroïdes ou centres postérieurs ont une valeur primordiale. Ils se forment, en effet, aux dépens de l'ectoderme, tandis que les autres ganglions qui constituent les centres stomato-gastriques, pédieux et viscéraux, sont d'origine méso-

---

(1) F. Bernard. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. *Ann. des sc. nat. zool.*, T. IX, 1890.

(2) H. H. Fol. Développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. de Zool. exp.*, T. VIII, 1879-1880.

(3) Kowalewski. *Annales du Musée de Marseille*, T. I.

dermique et doivent être considérés comme des formations secondaires. Néanmoins, nous n'avons pas cru devoir négliger entièrement l'étude de ces derniers, à cause de leurs connexions avec les centres cérébroïdes, et aussi en raison de leur simplicité de structure qui permet de mieux apprécier les différenciations remarquables existant au niveau des régions sensorielles.

C'est le genre *Helix* qui a été le point de départ de nos recherches de topographie cérébrale. Ces recherches ont été longues et pénibles avant d'être arrivé à connaître parfaitement le plan fondamental de l'organisation cérébrale de cet animal, et d'être bien fixé sur le nombre et l'origine réelle des nerfs qui partent du cerveau. Mais, ce premier type bien connu, l'étude des autres gastéropodes n'a plus offert aucune difficulté.

Nous avons été entraîné à étudier logiquement à côté d'*Helix*, les genres *Arion, Zonites* et *Limax*. L'étude anatomique des Pulmonés géophiles a montré, en effet, qu'un certain nombre de mollusques à coquille héliciforme ont une organisation voisine de celle des *Limax*, tandis que d'autres Mollusques comme les *Arion* se rapprochent des *Helix* (1). Comme le système nerveux est d'une invariabilité remarquable, il était intéressant de voir si l'étude microscopique du cerveau dans les quatre genres précités devait confirmer les données fournies par l'anatomie au point de vue de leurs affinités respectives.

Nous aurions voulu pouvoir faire l'étude du genre *Vitrina* au même point de vue. Par leur coquille insuffisante pour les recouvrir en totalité, les Vitrines établissent une transition entre les Hélices et les Limaces. La connaissance de leur topographie cérébrale interne aurait permis de marquer la véritable place qu'il convient de leur assigner parmi ces animaux. Cette étude devra être reprise plus tard. Ce que nous avons dit des genres *Helix*, *Arion, Zonites* et *Limax*, suffira pour pouvoir apprécier d'une manière générale l'organisation cérébrale des Gastéropodes pulmonés. Nous ne doutons pas que le schéma que nous en donnons ne puisse être appliqué, du moins dans ce qu'il a d'essentiel, à tous les Pulmonés stylomatophores.

---

(1) P. Fischer. *Traité de conchyliologie*. Paris, 1887, p. 458.

Nous avons fait tous nos efforts pour être aussi clair et aussi bref que possible. On sait combien est difficile la lecture des travaux qui ont été faits dans ces dix dernières années sur la topographie cérébrale des Arthropodes, même pour ceux qui se sont consacrés à l'étude spéciale du système nerveux. Il y avait donc tout intérêt, dans un travail de cette nature, à ne pas se perdre dans des détails qui auraient pu fatiguer le lecteur et le décourager.

Nos dessins de topographie cérébrale ont été exécutés à la chambre claire, à un grossissement unique. Nous avons été obligé d'en réduire le nombre pour des raisons indépendantes de notre volonté. Nous pensons toutefois que ceux que nous reproduisons seront suffisants pour l'intelligence du texte.

Qu'il me soit permis d'adresser ici tous mes remercîments à mon ancien et excellent maître, M. le professeur Pérez, de la faculté des sciences, à qui je dois mon instruction zoologique; à M. le professeur Jolyet, de la faculté de médecine, qui a bien voulu m'associer à quelques uns de ses travaux de physiologie et de médecine expérimentale, et à M. le professeur Giard qui s'est intéressé avec tant de bienveillance à mes recherches sur le système nerveux des Gastéropodes.

Je dois enfin rendre un hommage tout particulier à la mémoire de H. Viallanes, le regretté directeur de la station zoologique d'Arcachon, qui avait singulièrement facilité les débuts de ma tâche en me montrant ses préparations et en me dévoilant les secrets de sa technique si perfectionnée pour l'étude des centres nerveux. Depuis dix ans, en effet, Viallanes s'était consacré avec une rare persévérance à cette étude qu'il approfondissait de plus en plus, et c'est ce qu'il dit éloquemment dans son dernier mémoire : « Les résultats que je viens de faire connaître, dit-il, sont le fruit de dix années d'un travail assidu. Beaucoup diront : l'étape est courte, c'est aussi mon avis. Pourtant je ne regrette pas la route suivie, puisqu'elle m'a permis de passer tant d'heures loin des réalités et d'éclairer un peu quelques points obscurs de la science. » (1) La mort est venu surprendre ce chercheur en

(1) H. Viallanes. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. *Ann. des sc. nat. zool.*, T. XIV, 1893, p. 453.

pleine production scientifique et au moment où il allait acquérir dans le monde savant une autorité incontestable. Les travailleurs de la station zoologique d'Arcachon n'oublieront pas avec quelle compétence et quelle amabilité il prodiguait son aide et ses conseils

---

PREMIÈRE PARTIE

Histologie générale du Système nerveux.

I

TECHNIQUE HISTOLOGIQUE

Les progrès réalisés dans les recherches histologiques tiennent en grande partie aux méthodes employées par les auteurs. J'ai cru devoir décrire avec quelques détails les principaux procédés dont j'ai fait usage, afin que mes préparations puissent être facilement répétées. Le meilleur moyen de renverser les théories et les interprétations plus ou moins défectueuses consiste à permettre à tous ceux qui désirent s'occuper de la même question de pouvoir contrôler les travaux antérieurs. J'indiquerai dans le courant du texte les modifications qu'il y a lieu de faire subir à la technique dans quelques cas particuliers. La méthode des coupes en série a une importance toute particulière dans les études de topographie cérébrale. Elle est seule pratique dans cet ordre de recherches. Et même au point de vue de l'histologie pure du système nerveux chez les Mollusques, elle fournit des résultats qu'on ne pourrait obtenir que par hasard en pratiquant des sections isolées à cause des dimensions considérables de certains éléments nerveux qui seraient rarement compris en totalité dans une seule coupe. Cette méthode nécessite une série de manipulations que je passerai successivement en revue.

1° *Fixation des éléments anatomiques.* — La fixation du système nerveux doit se faire sur des individus vivants. Les résultats histologiques obtenus avec les centres nerveux d'animaux morts sont toujours défectueux. On ne doit les accepter avec certitude qu'autant qu'ils sont contrôlés par l'examen de préparations obtenues à l'état frais.

Tous les types d'animaux ne se prêtent pas avec la même facilité à cette première manipulation. Dans les genres *Helix*, *Zonites, Arion*, *Limax*, on se trouve en présence d'une difficulté due à l'extrême contractilité des animaux. Au moindre attouchement, les tentacules se rétractent, la masse musculaire du pied se contracte, l'animal se raccourcit et rentre dans sa coquille (*Helix*, *Zonites*) ou prend plus ou moins la forme d'une olive (*Arion*, *Limax*). On triomphe de cette difficulté en submergeant les animaux dans un vase rempli d'eau et hermétiquement clos. Au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures de submersion, un peu plus tard en hiver qu'en été, les animaux peuvent être utilisés. Le corps gonflé par le liquide est parfaitement étalé. Les tentacules sont turgescents et en état d'extension comme sur l'animal en marche. En piquant un animal pris dans ces conditions avec une aiguille ou un instrument quelconque, on s'assure qu'il réagit encore. La réaction ne doit pas être trop vive. La forme du cerveau, en particulier, peut être différente suivant qu'on l'observe sur un animal contracté ou entièrement relâché à la suite de l'immersion dans l'eau. Lorsque l'animal se contracte fortement, les deux ganglions se rapprochent comme pour se mettre en contact. On ne distingue plus la commissure et le cerveau prend la forme d'une boule. Il y a dans le tissu névrilématique environnant des paquets disséminés de fibres musculaires qui entrent en jeu lors des contractions générales du corps, si l'animal est en souffrance, et qui produisent cette sorte de rétraction dont l'élément nerveux est par lui-même incapable. (1)

Il faut donc prendre un animal convenablement relâché dans

---

(1) Les anciens anatomistes croyaient à la contractilité de la substance nerveuse. Leydig a montré le premier que cette apparente contractilité était due à la présence d'une certaine quantité de fibres musculaires dans le névrilème qui entoure les éléments nerveux. Leydig a reconnu la présence de fibres musculaires dans les névrilèmes de la chaîne ganglionnaire chez les sangsues, les lombrics, les pontobdelles, etc. Ces dispositions se rencontrent surtout chez les animaux dont le corps est sujet à subir des variations considérables de forme et de longueur. (Voir Vulpian, *Physiologie du système nerveux*, Paris, 1866, p. 64), et W. Vignal, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. *Archives de Zool. exp.*, T. I. 1883, p. 375.

l'eau pour que le cerveau, tout en étant encore vivant, soit dans la forme et la position les plus naturelles. C'est dans ces conditions, qui sont les plus favorables, qu'on fait intervenir les agents fixateurs. On procède de la manière suivante : le cerveau étant mis à nu et convenablement tendu, on verse immédiatement dans la cuvette où l'animal a été disséqué, la solution préparée d'avance de l'agent fixateur que l'on veut employer. Le système nerveux doit baigner complètement dans la solution ; si celle-ci devient trouble, il faut la remplacer.

Nous avons essayé la plupart des réactifs usités pour la fixation des centres nerveux.

Mais le fixateur dont nous avons fait le plus grand usage à cause de son efficacité et surtout de sa commodité est l'alcool acétique, d'après la formule de Viallanes :

Alcool à 90°................	100 gr.
Acide acétique glacial......	6 — (1)

En remplaçant l'alcool à 90° par l'alcool absolu, le réactif est plus certain. Les cerveaux doivent être traités par l'alcool acétique pendant une heure environ. Ils sont dès lors durcis et convenablement fixés. On peut les détacher de l'animal sans crainte de les déformer. Après l'action de l'alcool acétique, on peut les soumettre immédiatement à l'action des colorants ou les garder dans l'alcool à 90°, en attendant qu'on puisse se livrer aux manipulations ultérieures.

Nous avons obtenu aussi une fixation parfaite avec la solution acéto-corrosive suivante :

Sublimé corrosif..............	10 gr.
Acide acétique cristallisable...	10 c. c.
Eau distillée..................	200 —

Au bout d'un quart d'heure à vingt minutes, le système nerveux est complétement fixé. L'action de l'acide acétique s'ajoute ici à celle du sublimé. Outre ses propriétés fixatrices, l'acide acétique rend la liqueur très pénétrante. Les colorations obtenues ensuite,

(1) H. Viallanes. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des crustacés et des insectes. *Ann. des sc. nat.*, 1892, 7e série, t. XIII, p. 356.

tout en étant très électives, ont une intensité remarquable. En versant cette solution sur l'animal dont le cerveau a été mis à nu, il se produit un trouble dû à l'action du sublimé sur les matières albuminoïdes qu'il coagule. Il y a souvent intérêt à la renouveler presque immédiatement.

Au sortir de ce bain fixateur, les cerveaux sont lavés à l'eau distillée et mis dans des alcools faibles, puis dans de l'alcool à 90°, si on doit les conserver un certain temps.

S'il est un fixateur célèbre en histologie, c'est bien la liqueur chromo-acéto-osmique de Flemming, mais son emploi doit être bien réglé. Dans ses recherches sur l'histologie comparée du système nerveux, Nansen a employé la solution de Flemming correspondant à la formule suivante :

Acide chromique.....	1 0/0	15	parties
Acide osmique.......	2 0/0	4	—
Acide acétique.	—	1	— (1)

et il laisse agir le réactif de douze à vingt-quatre heures et quelquefois pendant plusieurs jours (2).

Nous avons nous-même employé le même réactif, mais en le laissant agir très peu de temps — une heure et quelquefois moins. — Déjà, après ce temps très court de fixation, les colorations en masse sont rendues très difficiles; et si l'action du réactif est prolongée au delà de quelques heures, on ne peut plus faire que des colorations sur lame. Aussi n'avons-nous employé que d'une manière accessoire la liqueur chromo-acéto-osmique de Flemming pour nos recherches de topographie cérébrale.

Nous donnons toutes nos préférences aux agents fixateurs cités plus haut et plus particulièrement à l'alcool acétique, qui, tout en donnant d'excellents résultats, est d'un emploi extrêmement facile.

Colorations. — Celles-ci ont été faites en masse ou individuellement sur les coupes déjà collées à la lame porte-objet. Pour les coupes en série, la méthode des colorations en masse est seule

---

(1) Flemming. *Zeitschrift f. Wiss. microscopie.* Bd., I, 1884.

(2) I treat as small pieces as possible with fluid for 12 to 24 hours, or sometimes even longer (2-4 days). Nansen, *loc. cit.*, p. 76.

pratique. Elle est rapide, sûre et parfaite. Sur lame, au contraire, les coupes ne sont jamais uniformément colorées. Sans de grandes précautions dans l'emploi des solutions colorantes, on abîme des coupes parfaitement fixées. Enfin, il y a une perte de temps et de réactifs.

Colorations en masse. — Le cerveau préalablement fixé et lavé à l'eau distillée est mis en totalité dans le bain colorant pendant douze ou vingt-quatre heures. Le choix du réactif colorant a une importance considérable suivant le résultat que l'on désire obtenir. Pour l'étude des éléments cellulaires, on peut employer des carmins variés, carmin aluné, carmin boraté, picro-carmin, etc., seuls ou suivis d'une double coloration aux couleurs d'aniline, violet de gentiane, bleu de méthylène. Inversement, on peut employer les solutions d'hématoxyline à 1 0/0 avec coloration subséquente au picro-carmin. L'éosine hématoxylique de Renaut donne de fort belles préparations dans lesquelles le noyau de la cellule est coloré en bleu foncé et le corps cellulaire avec ses prolongements en rose. Cette double coloration est tellement nette, quand elle est bien réussie, qu'elle permet de réduire à néant les observations des auteurs qui ont admis un rapport d'origine des cylindre-axes avec le noyau des cellules ganglionnaires chez les Mollusques (Buchholz (1), Solbrig (2), H. Schultze (3), Béla Haller) (4). Les cylindre-axes sont en beau rose comme le protoplasma des cellules nerveuses et paraissent ainsi constitués par la même substance. Les colorations électives du noyau et du protoplasma dans les cellules nerveuses des Mollusques peuvent s'obtenir encore en traitant directement les pièces du système nerveux prises sur des animaux encore vivants par une solution aqueuse de bleu de méthylène à 1 0/0 ou bien

---

(1) Buchholz. Bemerkungen über den hist. Bau des centralnervensystems d. süsswassermollusken. *Muller's Archiv.*, 1863, p. 235-264.

(2) Solbrig. Ueber die seinere structur der nervelemente bei den Gasteropoden, München, 1870.

(3) H. Schultze. Die fibrilœre structur der nervelemente bei Wirbellosen. *Archiv für mikroscopische Anatomie*, 1879, Bd. XVI, p. 57.

(4) Béla Haller. Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Textur des centralnervensystems und seiner Hüllen. *Morphologisches Jahrbuch.* Bd. IX et XI, 1885.

par une solution d'acide chromique de 1 à 5 0/0 pendant douze ou vingt-quatre heures et colorant, après lavage à l'eau distillée, par le picrocarminate d'ammoniaque pendant un temps à peu près égal. Dans le premier cas, le noyau prend la coloration du bleu de méthylène, tandis que le protoplasma et les prolongements cellulaires prennent la teinte rose du carmin. Dans le second cas, c'est le noyau qui se colore en rose, tandis que l'enveloppe ganglionnaire et les cylindre-axes, résistant à la coloration carminée, conservent la teinte jaune que leur communique l'acide chromique.

Dans les études de topographie cérébrale, les meilleurs réactifs sont ceux qui produisent une coloration intense des cylindre-axes permettant de suivre facilement le trajet des faisceaux nerveux. Les colorations à l'hématoxyline tiennent ici le premier rang, mais elles doivent être employées suivant l'une des deux méthodes suivantes :

a. Méthode de Heidenhain (1). — La méthode de Heidenhain consiste essentiellement à traiter une pièce appropriée par une solution d'hématoxyline et à faire agir ensuite sur la même pièce une solution de bichromate ou de chromate de potasse. Les titres des solutions peuvent varier suivant la nature des pièces à étudier. Nous avons obtenu chaque fois des résultats excellents en procédant de la manière suivante :

1° Plonger le cerveau préalablement fixé et lavé dans une solution d'hématoxyline non cristallisée de 0,50 à 1 0/0 pendant douze heures environ;

2° Remplacer après ce laps de temps la solution d'hématoxyline par une solution de bichromate de potasse à 0,25 0/0 pendant une heure environ. La réaction du bichromate sur l'hématoxyline est faite à ce moment dans l'épaisseur de la trame nerveuse. Le cerveau paraît noir comme de l'encre, on le lave, on le déshydrate, on procède à l'inclusion. On peut remplacer la solution de bichromate de potasse à 0,25 0/0 par une solution de chromate de potasse à 1 0/0. Les cellules et les cylindre-axes

---

(1) Heidenhain. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd 24, 1884, p. 468; *id.* 1886, p. 383, et *Traité des Méthodes techniques de l'Anatomie microscopique*, par MM. A. Bolles Lee et F. Henneguy. Paris, 1888, p. 108-109.

présentent dans les deux cas une coloration intense. Le protoplasme et les cylindre-axes sont noirs avec l'hématoxyline bichromatée, et d'un bleu foncé avec l'hématoxyline chromatée.

On observe, en outre, avec beaucoup de netteté les fins détails de structure du noyau des cellules.

b. Méthode de Viallanes (2). — 1° Au sortir de l'alcool (après fixation), la pièce est plongée pendant douze heures dans une solution de sulfate de cuivre :

Eau distillée..........	100
Sulfate de cuivre pur..	1

destinée à la mordancer;

2° La pièce est lavée ensuite pendant cinq ou six heures dans l'eau distillée, fréquemment renouvelée; 3° elle est immergée dans la solution suivante qu'on doit préparer seulement au moment de s'en servir :

Eau parfaitement distillée..	75 c. c.
Alcool absolu..............	25 c. c.
Hématoxyline cristallisée...	0gr,25

4° Après douze heures d'immersion, on retire la pièce en évitant l'emploi d'un instrument métallique pour la plonger directement dans une solution de sulfate de cuivre au $\frac{1}{100}$ comme précédemment, où après douze heures de séjour elle a acquis sa teinte définitive;

5° On la lave ensuite très soigneusement pendant plusieurs heures pour éliminer complètement le sel de cuivre, on la déshydrate en employant des bains d'alcool de plus en plus forts et toujours parfaitement neutres. On l'imbibe de chloroforme et l'on procède à l'inclusion dans la paraffine.

La méthode de Viallanes est un peu longue et d'un maniement délicat. Mais quand elle est bien réussie, elle donne des résultats merveilleux pour la coloration des cylindre-axes que l'on peut suivre dans les séries de coupes avec la plus grande facilité, lors

---

(2) H. Viallanes. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes. *Ann. des sc. nat.*, 2 vol., 7e année, T. XIII, 1892, p. 356.

même qu'ils ne seront plus en rapport avec les cellules d'origine. En outre, elle ne colore presque pas les noyaux de névroglie, ce qui permet de distinguer ceux-ci des cellules chromatiques que l'on observe dans les régions différenciées du cerveau avec lesquelles on pourrait les confondre à cause de leur petite taille et de la réduction considérable de leur protoplasma. Cette méthode a toutefois l'inconvénient de voiler la structure du noyau cellulaire dont la coloration noire intense et massive se confond avec celle du protoplasma cellulaire environnant.

Ce sont ces deux méthodes qui nous ont permis d'aborder avec fruit la topographie interne des ganglions nerveux. Elles nous paraissent supérieures à toutes celles qui sont connues actuellement comme pouvant s'appliquer à cet ordre de recherches.

Colorations sur lame. — Elles peuvent être employées d'emblée ou après coup, lorsque les colorations en masse sont insuffisantes. Nous avons fait surtout des colorations sur lame pour étudier comparativement à l'aide de coupes pratiquées sur un même organe les effets de divers réactifs : carmins variés (carmin aluné, carmin boraté, picrocarmin), fuchsine et autres couleurs d'aniline, safranine, purpurine, solutions d'hématoxyline enfin et notamment l'hématoxyline de Delafield recommandée par Nansen. Mais pour les raisons déjà indiquées, les colorations sur lame ont été pour nous tout à fait secondaires. Nous ne partageons pas l'avis des histologistes qui accordent « UNE GRANDE IMPORTANCE A LA COLORATION APRÈS COUPE, A CAUSE DE LA FINESSE ET DE LA SURETÉ DE LA MÉTHODE » (1).

Inclusion. — Après coloration, les pièces soigneusement lavées pour enlever l'excès de matière colorante partout où celle-ci ne doit pas rester fixée, sont déshydratées au moyen d'alcools de concentration progressive, alcool au 1/3, alcool à 70°, alcool à 90° et alcool absolu, puis imbibées de chloroforme pendant une heure au plus, de manière à éviter qu'elles ne durcissent outre mesure et ne deviennent cassantes, et plongées enfin dans la paraffine en fusion à 56° où elles séjournent une demi-heure ou une heure suivant leur volume. Après s'être assuré, en les soulevant à

---

(1) Fr. Janssens. *Les Branchies des Acéphales.* Lierre-Louvain, 1891, p. 9.

l'aide d'une aiguille, que les pièces ne dégagent plus de bulles gazeuses, on coule la paraffine qui les a pénétrées dans un godet en verre humecté de glycérine. Celle-ci a pour effet d'éviter l'adhérence de la paraffine dans le godet de verre, lorsqu'elle est refroidie et solidifiée. On découpe un morceau autour de la pièce incluse et on le fixe sur les mors du microtome pour pratiquer les coupes.

Collage et montage des coupes. — Les coupes sont mises en série sur les lames porte-objets préalablement mouillées avec un pinceau trempé dans de l'eau gommée (gomme arabique, gros comme un pois pour 60 grammes d'eau distillée environ). Les lames sont portées ensuite une seconde sur la platine de l'étuve à 56° (Étuve de la station zoologique de Naples), pour que les coupes s'étalent sans plis. On enlève l'excès d'eau gommée en inclinant la lame, et on laisse dessécher à l'air libre ou à l'étuve, à une température inférieure au point de fusion de la paraffine. L'emploi de l'eau gommée est si commode pour le collage des coupes que nous l'avons préférée pour les pièces colorées en masse à toutes les autres substances recommandées dans ce but. Pour les colorations sur lame avec les solutions aqueuses, nous avons employé quelquefois l'albumine de Mayer.

Les coupes desséchées et définitivement collées sont portées à la température de l'étuve à 56°. La paraffine entre en fusion. On l'enlève avec du xylol qui est son meilleur dissolvant, et on monte immédiatement dans le baume de Canada ou simplement dans du vernis à tableaux.

Orientation des coupes. — Les coupes ont été faites avec un microtome à charriot construit par M. Dumaige. Le microtome permet de varier l'orientation des pièces presque avec la même facilité que si on les tenait à la main (1). On peut dès lors changer à chaque instant, s'il y a lieu, la direction des coupes et c'est là, à notre avis, un avantage précieux pour les recherches de topographie cérébrale. Nous faisons d'abord trois séries parfaites de coupes dans les trois directions principales : transversale, sagit-

---

(1) Voir pour les détails : De Nabias et Sabrazès. Remarques sur quelques points de technique histologique et bactériologique. *Archives cliniques de Bordeaux*, avril 1893, et *Prager Medicinische Wochenschrift,* 14 juin 1893.

tale et faciale. (Les coupes transversales sont faites perpendiculairement à l'axe longitudinal qui passe par la bouche et l'extrémité aborale du corps. Les coupes sagittales sont parallèles au plan sagittal qui passe par l'axe longitudinal et par la ligne médiane du dos et du ventre. Le plan facial passe par l'axe longitudinal, mais il est perpendiculaire aux deux précédents, et parallèle aux faces dorsale et ventrale). Il semble que trois séries parfaites de coupes faites dans ces conditions puissent permettre de préciser dans tous ses détails l'anatomie interne du cerveau. Pratiquement, il n'en est rien. Il est presque impossible, en effet, à moins d'être prévenu par des recherches antérieures, de suivre un faisceau quelconque jusqu'aux cellules d'origine, si ce faisceau a été coupé transversalement. Aussi, lorsque nous avons essayé de débrouiller la topographie du cerveau d'*Helix aspersa*, le premier type étudié par nous, nous nous sommes efforcé de multiplier séparément les coupes sur chaque ganglion cérébroïde, tout en variant l'orientation suivant la direction des nerfs ou des faisceaux nerveux dont nous voulions élucider le trajet.

Construction de modèles du cerveau en carton et en cire. — Lorsque les coupes forment une série continue et numérotée, sans qu'aucune tranche ni portion de tranche soit perdue, la superposition des dessins de toutes les coupes dans l'ordre indiqué reconstitue toute l'anatomie et toute l'histologie du cerveau. Nous avons reconstitué de la sorte sur carton des cerveaux entiers. Les modèles ainsi obtenus avec des sections bien orientées, que l'on peut d'ailleurs séparer à volonté pour l'étude, donnent d'emblée une bonne idée de l'architecture cérébrale en permettant de délimiter d'un coup d'œil les masses ganglionnaires et de suivre l'origine et la marche des faisceaux se rendant à ces masses ou se dirigeant dans les nerfs qui en émanent. En outre, dans l'étude des séries de coupes pratiquées ultérieurement sur le même cerveau, il suffit de jeter les yeux sur le modèle en carton pour reconnaître immédiatement la position de chacune d'elles. De la sorte, on va vite en besogne et sûrement.

La méthode de Born nous a fourni également des reconstructions en cire dans le genre de celles de H. Viallanes (1) pour les

(1) H. Viallanes. *Loc. cit.*, 6e mémoire.

centres nerveux des Arthropodes et de celles de Fr. Janssens (1) pour les Branchies des Acéphales. Les modèles en cire représentent simplement le cerveau dans sa forme extérieure, avec ses lobes distincts et avec les nerfs qui en partent, mais ils ne nous renseignent pas sur la structure intérieure comme les modèles en carton, dont les différentes tranches avec les dessins qui les accompagnent peuvent se séparer pour être étudiées isolément.

C'est en suivant ces divers procédés de technique générale que nous avons pu entreprendre, sans de trop grandes difficultés, les études de topographie cérébrale chez les Mollusques gastéropodes.

Méthodes de Golgi et d'Ehrlich. — Les méthodes qui ont le plus contribué à faire progresser nos connaissances sur la structure interne du système nerveux sont surtout celles de Golgi (2) (de Pavie), 1875, et d'Ehrlich (3), avec le bleu de méthylène (1886). Ces méthodes employées presque exclusivement par tous les anatomistes qui se sont occupés de l'histologie du système nerveux dans ces dernières années conviennent principalement aux recherches de morphologie pure et à l'étude de la distribution des prolongements des cellules nerveuses. Elles ont jeté une vive lumière sur le mode particulier d'action des éléments nerveux les uns sur les autres. Mais elles ne sont pas d'une application générale, en ce sens qu'elles ne réussissent pas chez tous les animaux, et notamment chez un certain nombre d'invertébrés. Nous devions essayer de tirer parti de chacune d'elles dans la mesure que comportait la nature de ce travail.

On sait que la méthode de Golgi ou méthode d'imprégnation par le chromate d'argent consiste essentiellement à faire agir sur des pièces traitées au préalable par le bichromate de potasse, une solution de nitrate d'argent qui produit instantanément un précipité rouge opaque de chromate d'argent au sein des éléments nerveux qui deviennent ainsi colorés et propres à l'étude. Le précipité se forme sur quelques éléments nerveux seulement, et il devient alors très facile de voir (les élé-

---

(1) Janssens. *Loc. cit.*, p. 10.

(2) Golgi. *Revista sperimentale di frenatria e di medicina,* leg. nov., 1875.

(3) Ehrlich. Ueber die methylenblaureaction der lebenden nervensubstanz. *Deutsch. med. Wochenschrift*, 1886.

ments nerveux voisins n'étant pas imprégnés) ce qui appartient en réalité à une cellule colorée ainsi d'une façon indépendante et de suivre les prolongements cellulaires jusqu'à leurs fines expansions terminales. Il y a quelquefois intérêt à répéter sur le même fragment d'organe deux et trois fois le traitement par l'argent. Cette double ou même triple imprégnation avec le nitrate d'argent est une heureuse modification de la méthode de Golgi appliquée pour la première fois avec succès à l'étude du sympathique des Vertébrés par Ramon y Cajal (*processus intensivo ô impregnation doble*).

Depuis 1875, époque à laquelle Golgi, professeur à l'Université de Pavie, découvrit la méthode qui porte son nom, bien des modifications ont été apportées à la technique de son emploi (1).

Nous avons procédé de la manière suivante :

Les cerveaux frais sont plongés dans le mélange osmio-bichromique suivant que l'on renouvelle une fois. (Méthode rapide de Ramon y Cajal (2).)

Bichromate de potasse...	3 0/0, 4 parties,
Acide osmique	0.50 à 1 0/0, 1 partie.

Après un traitement de trois ou quatre jours, ils sont lavés à l'eau distillée, puis placés dans la solution de nitrate d'argent à 0.75 0/0, où ils forment un abondant précipité. Au bout d'une demi-heure environ, on retire les pièces de ce premier bain d'argent et on les porte dans du nitrate d'argent propre où on les laisse vingt-quatre à quarante-huit heures. Si l'on a recours à l'imprégnation double, on lave de nouveau les pièces à l'eau distillée, on leur fait subir une nouvelle immersion dans le mélange osmio-bichromique déjà employé, puis finalement dans le nitrate d'argent additionné d'une goutte d'acide formique pour 100 grammes de solution. D'après Ramon y Cajal, l'addition d'un peu d'acide formique favorise considérablement la réduction. Elle la rend plus complète, plus parfaite, et sous son

(1) Von Lenhössek. Das seinere Bau des nervensystems im Lichte neuester Forschungen, in *Forschritte der medicin*, 1892. Traduit par E. Chrétien, dans le *Journal des Connaissances Médicales,* 1893, nos 3 et suivants.

(2) Ramon y Cajal. Origen y terminacion de las fibras olfactorias. *Gaceta Sanitaria,* 10 décembre 1890.

action, les parties réduites prennent une couleur noir d'ébène intense (1). Van Gehuchten (2) a recommandé de faire cette addition d'acide formique avec beaucoup de soin. « Si on en ajoute trop, dit-il, le chromate d'argent se dépose lentement en paillettes cristallines brillantes, mais ne pénètre pas dans le tissu nerveux. L'absence de cette réduction et la formation de ces paillettes brillantes, nous l'avons souvent constatée par la simple addition de 1 à 2 cc. d'acide formique par litre de solution de nitrate d'argent. Pour réussir presqu'à coup sûr, il suffit d'ajouter une goutte d'acide formique à 100 cc. de la solution de sel d'argent. »

D'une façon générale, plus les tissus que l'on veut examiner sont jeunes et de petit volume, et moins long doit être le durcissement préalable dans le mélange de bichromate de potasse et d'acide osmique.

En dernier lieu, les pièces lavées et deshydratées (alcool à 90° et alcool absolu trente minutes environ) sont incluses dans la celloïdine. On met les morceaux dans de la moelle de sureau creusée, on y verse un peu de celloïdine, puis de l'alcool à 80°. Dès que la celloïdine est durcie, on coupe. Les coupes doivent être épaisses. Alcool absolu, essence de girofle, baume. Ne pas mettre de lamelle couvre-objet, car l'imprégnation d'argent disparaîtrait au bout de quelque temps. On peut inclure également dans un mélange de cire et d'huile, (3) et même dans la paraffine, mais on n'obtient pas facilement des coupes suffisamment épaisses.

Nansen a le premier appliqué la méthode de Golgi à l'étude du système nerveux des Mollusques, mais sans succès : « In Mollusca, I have also seen so many signs of a beginning reaction that i feel convinced that it is possible to obtain good staining, if only the most suitable modifications are employed. This

---

(1) Ramon y Cajal. Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo; *Revista trimestrial*, nº 2, p. 41, note, 1888; Contribucion al estudio de la estructura de la medula espinal, *ibid*. nᵒˢ 3 et 4, p. 104.

(2) A. van Gehuchten. La structure des centres nerveux : La moelle épinière et le cervelet. *La Cellule*, T. VII, 1er fascicule, p. 83.

(3) C. Conil. Des résultats obtenus par la méthode de Golgi appliquée à l'étude du Bulbe olfactif. *Soc. de Biologie*, mai 1892.

perhaps a near future may enable us to succed in (1). » Par contre, von Lenhössek (2) et G. Retzius (3) ont obtenu de bons résultats avec cette méthode, le premier chez le lombric et l'autre chez les Gastéropodes terrestres. Quant à nous, ce n'est pas sans peine que nous l'avons réussie chez les Mollusques où elle se montre très souvent infidèle. Nous soumettions chaque fois plusieurs cerveaux à la méthode rapide de Ramon y Cajal. Les pièces bien fixées par le mélange osmio-bichromique séjournaient dans la solution de nitrate d'argent à 0,75 0/0 un temps variable (4). C'était presque par hasard que certains cerveaux donnaient des prépations satisfaisantes.

Le grand écueil de la méthode de Golgi paraît résider dans la déshydratation, l'alcool réduisant rapidement le précipité avec formation de sesquioxyde de chrome. Nous avons parfois tourné la difficulté en faisant l'inclusion au sortir du mélange osmio-bichromique et l'imprégnation lorsque les coupes étaient déjà collées sur la lame. En opérant ainsi toutes les cellules sont également colorées comme avec l'hématoxyline, mais elles ne présentent pas le même degré de netteté.

Dans l'espoir de diminuer le nombre des insuccès, nous avons cherché à remplacer l'alcool par l'acétone et l'aldéhyde ordinaires comme agents de déshydratation. Nous avons même essayé de remplacer l'imprégnation au chromate d'argent par une imprégnation à peu près analogue à l'aide de l'arséniate d'argent en remplaçant simplement la solution de bichromate de potasse dans la méthode actuelle par une solution équivalente d'arséniate de soude. Mais ces modifications ne sont pas encore suffisamment étudiées pour que l'on soit en droit d'en proposer systématiquement l'emploi.

---

(1) F. Nansen. *Loc. cit.*, p. 78.

(2) Von Lenhössek. Ursprung, verlauf und endigung der sensibeln nervenfasern bei Lumbricus. *Arch. f. mik Anat.*, XXXIV.

(3) G. Retzius. Das sensible nervensystem der Mollusken. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge*, IV, Stockholm, 1892.

(4) « Un séjour prolongé dans le bain d'argent ne gâte pas du tout les pièces du système nerveux, pourvu que le précipité d'argent soit abondant et qu'on conserve le tout à l'obscurité. » A. Van Gehuchten, Contribution à l'étude de la muqueuse olfactive chez les Mammifères, *La Cellule*, T. VI, 2e fasc., p. 404-406, 1890.

En dehors des difficultés que rencontre son application chez les invertébrés, la méthode de Golgi a l'inconvénient de ne pas colorer exclusivement les éléments nerveux. Le chromate d'argent se fixe sur les cellules de la névroglie, les vaisseaux sanguins, les muscles, le tissu conjonctif. Les détails de structure du protoplasma et du noyau échappent entièrement. En outre, dans les préparations où la fixation a été imparfaite, les dépôts partiels qui se produisent semblent indiquer qu'il existe entre les prolongements cellulaires des communications directes analogues à celles qui ont été figurées par Masius dans ses recherches histologiques sur le système nerveux central (1). Aussi devons-nous dire que cette méthode n'a été employée par nous que d'une façon accessoire. Elle a été heureusement et parfaitement corroborée, même au point de vue de la morphologie pure de la cellule nerveuse, par les méthodes de Heidenhaim et de Viallanes qui nous ont permis de retrouver au moyen des coupes en série tous les faits intéressants dévoilés par l'imprégnation d'argent, principalement dans les grosses cellules nerveuses qu'il est difficile, en raison de leur taille gigantesque, de faire tenir en une seule coupe, et qu'il est malaisé de suivre avec la coloration de Golgi.

La méthode d'Ehrlich est basée sur la curieuse propriété que possède le bleu de méthylène de colorer le système nerveux sur l'animal vivant. La nature du bleu de méthylène employé paraît influer sur les résultats de la coloration. « La matière colorante, dit M. Joubin, dont la préparation est en partie secrète, est fort difficile à se procurer, et si j'ai pu faire avec ce réactif quelques expériences, je le dois à l'obligeance extrême de M. P. Mitrophanow. Il s'agit d'un bleu de méthylène, purifié après action de Hcl à très basse température, pendant un temps très long, plusieurs semaines, je crois (2) ». Raffaello Zoja (3) s'est servi aussi pour ses recherches sur l'hydre d'un bleu de méthylène qui lui a été

---

(1) J. Masius. Recherches histologiques sur le système nerveux central. *Archives de Biologie*, T. XII, 1892. Pl. VI.

(2) J. Joubin. Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. *Arch. de Zool. exp.*, 1892, p. 303.

(3) Raffaello Zoja. Sur quelques particularités de structure de l'Hydre (système nerveux). *Arch. Ital. de Biologie*, T. XVIII, fasc. III.

procuré par le Dr Grübler de Leipzig. Le réactif serait donc assez mal connu, ce qui ne manque pas de paraître assez singulier ainsi que l'a fait remarquer M. Beauregard (1). Quant à nous, nous avons employé simplement un bleu de méthylène du commerce qui nous avait donné d'excellents résultats pour l'observation des terminaisons nerveuses chez la grenouille.

La méthode d'Ehrlich est d'une application difficile chez les Gastéropodes à cause de l'extrême contractilité de ces animaux. En outre, le cerveau de l'animal vivant présente peu d'affinité pour le bleu de méthylène ou bien la réaction ne peut avoir lieu, principalement chez les individus adultes, à cause de l'épaisseur de l'enveloppe névrilématique. G. Retzius (2) n'a pu obtenir avec cette méthode, qui lui avait si bien réussi chez les crustacés, des préparations nettes et concluantes du système sensitif des Mollusques.

Sur un animal submergé, mais encore vivant, nous avons injecté, à l'aide de la seringue de Pravaz, une partie de la solution suivante recommandée par l'inventeur de la méthode :

Bleu de méthylène	1 gr.
Solution de chlorure de sodium à 5 0/0.	350 cc.

Nous avons répété la même expérience sur d'autres Gastéropodes placés dans les mêmes conditions en étendant le titre des solutions. Dans aucun cas, nous n'avons pu obtenir une bonne coloration du système nerveux et nous avons dû par conséquent procéder d'une autre façon. Nous avons pu réussir partiellement en submergeant les animaux dans une solution de bleu de méthylène à 1 0/0, à la condition d'ouvrir le dos de l'animal et de mettre le système nerveux en contact absolument immédiat avec la matière colorante pendant douze ou vingt-quatre heures. On peut prendre aussi des individus jeunes, des *Helix* par exemple, déjà étalés par submersion, mais encore vivants, que

(1) Dr H. Beauregard. Revue annuelle de Zoologie, in *Revue générale des Sciences*, 30 avril 1893.

(2) G. Retzius. Das sensible Nervensystem der Mollusken. *Biologische Untersuchungen*, *Neue Folge*, IV, Stockholm, 1892.

l'on sépare de la coquille par un coup de ciseau, et que l'on plonge immédiatement dans la solution de bleu de méthylène à 1 0/0. L'ouverture du tégument que l'on produit ainsi est généralement suffisante pour permettre une coloration du système nerveux chez les espèces de petite taille. Les cerveaux colorés en beau bleu sont détachés et portés sur la lame porte-objet dans la glycérine au tiers, la glycérine ordinaire ou la glycérine picrocarminée. On peut les traiter aussi par une solution de picrate d'ammoniaque ou de sublimé corrosif dans le but de fixer la coloration (1). Examinés sous le compresseur, les cerveaux laissent voir les nerfs qui y prennent naissance; nous avons obtenu ainsi de fort belles préparations des nerfs les plus fins, notamment du nerf de l'otocyste; malheureusement certains nerfs couverts par d'autres organes peuvent ne pas être colorés. Aussi, cette méthode ne pourrait pas être employée avec une certitude absolue pour connaître le nombre et les rapports exacts des nerfs cérébraux (2). Elle ne donne également aucun renseignement précis sur la structure interne des ganglions, lorsque ceux-ci sont examinés en totalité. Quant aux préparations microscopiques faites dans ces conditions, elles ne sont guère meilleures, tout en étant plus incertaines, que celles qu'on obtient en suivant la Technique de M. Félix Bernard, qui consiste à produire sur les pièces du système nerveux une double coloration bleue et rouge par l'action combinée d'une substance carminée et du bleu de méthylène (3). En tout cas, elles sont inférieures aux préparations que donne l'hématoxyline aux chromates ou au sulfate de cuivre, et la difficulté pour les obtenir est peut-être plus grande. Il faut bien savoir, malgré l'enthousiasme que l'on a conçu pour cette méthode, que l'imprégnation directe du bleu de méthylène, sans fixation préalable, a l'inconvénient d'altérer la forme des éléments nerveux et que dans bien des cas l'altération atteint des proportions telles que l'on a pu prendre pour des cellules multipolaires des cellules qui sont

---

(1) G. H. Parker. A method for Making Paraffine Sections from Preparations stained with Ehrlich's Methylenblue. *Zool. Anzeig.*, 1892, nº 403, p. 375.

(2) Voir Technique Anatomique, 2e partie.

(3) F. Bernard. Organes palléaux des Prosobranches. *Ann. des sc. nat.*, 2 vol. T. IX, 1890, p. 97.

manifestement unipolaires. Aussi, n'avons-nous pas employé d'une façon courante la méthode d'Ehrlich. Elle ne nous a pas paru offrir pour l'étude du système nerveux des Gastéropodes les mêmes avantages ni la même certitude que les méthodes dont nous avons déjà parlé.

II

CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES SUR L'HISTOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX DES INVERTÉBRÉS

L'étude histologique du système nerveux des invertébrés a été l'objet d'un très grand nombre de travaux. Ceux-ci ont été analysés à diverses reprises : 1° par Solbrig (1), qui présenta, en 1870, un mémoire sur la structure du système nerveux des Gastéropodes pour concourir à un prix qu'offrait la Faculté de Munich; 2° par Hermann (2), qui remit, en même temps que Solbrig, un travail sur le système nerveux de la Sangsue médicinale, travail qu'il reprit en 1873, compléta et publia en 1875; 3° par W. Vignal (3), dans ses recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés; 4° par Fridtjof Nansen (4), dans son mémoire sur l'histologie comparée du système nerveux dans les différentes classes du règne animal. Sans avoir attaché une grande importance à l'étude du système nerveux des Mollusques, puisque ses recherches n'ont porté que sur *Patella vulgata*, ce dernier auteur fait connaître néanmoins, avec surabondance de détails et de citations, tous les travaux qui se rapportent à ce groupe d'invertébrés, bien que beaucoup d'entre eux, les plus anciens notamment, n'aient plus une grande

---

(1) A. Solbrig. Ueber die feinere Structur der Nervelemente bei den Gasteropoden. München, 1870.

(2) E. Hermann. Das Central-Nervensystem von Hirudo medicinalis. München, 1875.

(3) W. Vignal. Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. *Archives de Zool. expérim. et générale*, 2e série, t. I, 1883.

(4) Fridtjof Nansen. The structur and combination of the histological elements of the central nervous system. *Bergens Museums Aarsberetning for* 1886 ; Bergen, 1887.

valeur aujourd'hui, à cause de l'imperfection des procédés de recherche; 5° enfin, G. Retzius (1), dans son importante contribution à la connaissance du système nerveux des Crustacés, a reproduit encore récemment un historique très complet, qui a corroboré entièrement les analyses déjà si bien faites de Vignal et de Nansen.

Il nous paraît inutile de reprendre dès le début un historique qui prendrait des proportions démesurées sans profit pour notre travail. Il nous suffira de le compléter en ayant surtout en vue les travaux essentiels parus dans ces dernières années. D'ailleurs, MM. Nansen et Retzius ont fort bien mis en relief le désaccord qui existe entre les savants sur les principaux problèmes que soulève la structure du système nerveux chez les invertébrés. Depuis près d'un demi-siècle, en effet, cette structure a donné lieu aux opinions les plus contradictoires. Si la lumière commence à se faire sur certains points de morphologie pure des éléments nerveux, grâce à l'application des méthodes d'investigation récentes, bien que les types cellulaires ne soient pas partout nettement différenciés et que tous les détails de structure ne soient pas absolument élucidés, les discordances existent encore et restent en partie inexpliquées pour beaucoup d'histologistes, notamment en ce qui concerne la relation des cellules nerveuses avec les fibres des nerfs et la structure réelle de la masse ponctuée de Leydig. Ainsi que le dit Nansen : « But there yet remains the most difficult point in debate, viz. the combination of the ganglion cells with each other and with the nerve-tubes, and the real structure of the interposing mass, Leydig's Punktsubstanz (2) ». Pour mieux faire comprendre la portée de nos recherches, il ne sera pas sans intérêt de montrer jusqu'à quel point cette question a été débattue.

Dans un travail sur le système nerveux des Annélides paru en 1862, Leydig (3) a fait remarquer le premier qu'il n'existe pas, comme on l'admet généralement, un rapport direct entre les

---

(1) G. Retzius. Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge*, I. Stockholm, 1890.

(2) Nansen. *Loc. cit.*, p. 38.

(3) Leydig. Ueber das Nervensystem der Anniliden. *Reichert und Dubois-Raymond's Archiv.*, 1862.

prolongements des cellules nerveuses et les nerfs qui émanent des ganglions. En effet, les prolongements cellulaires se perdent en fibrilles très fines dans la substance centrale des ganglions (substance finement granuleuse, *Punktsubstanz*), et les nerfs naissent de cette substance. Cette disposition ne s'observe pas seulement chez les Annélides, mais chez les Insectes, les Crustacés et les Mollusques pulmonés (1).

Depuis cette époque, les nombreux histologistes qui ont étudié le système nerveux des invertébrés ont admis tantôt l'origine directe des nerfs, c'est-à-dire la continuation dans les nerfs sous forme de fibre nerveuse du prolongement des cellules, par analogie avec ce qui existe chez les vertébrés, tantôt l'origine indirecte se faisant par l'intermédiaire d'une substance fibrillaire interposée entre les cellules et les nerfs, comme l'admettait Leydig, tantôt enfin l'origine directe dans certains cas et l'origine indirecte dans d'autres.

---

(1) M. Pruvot a formulé d'une façon très nette la conception de Leydig dans les conclusions générales de son mémoire sur le système nerveux des Annélides Polychètes. Le système nerveux des Annélides, dit-il, se compose toujours de deux parties : une *substance corticale* qui renferme dans un stroma de fibres anastomosées les cellules nerveuses, et une *substance médullaire*, formée de fibres nerveuses à la périphérie et de *matière ponctuée* au centre. Cette dernière ne se retrouve que dans les centres ganglionnaires ou plutôt elle constitue les véritables centres. En effet, tous les prolongements fibrillaires nerveux (prolongements des cellules, fibres des nerfs et des connectifs), traversent sans modification la substance corticale, mais au niveau de la substance médullaire se fragmentent, se résolvent en petites granulations d'abord très rapprochées et disposées en séries linéaires, qui s'espacent peu à peu et se perdent au milieu des granulations voisines pour constituer la matière ponctuée. Celle-ci est donc un intermédiaire entre la cellule et la fibre, entre l'élément central et l'élément conducteur, une sorte de carrefour que doit traverser l'impression nerveuse avant de s'engager dans une des voies qui s'ouvrent devant elle et qui la conduiront, suivant le cas, à la périphérie (nerf), au centre (prolongement cellulaire) ou hors des limites du segment (connnectif). Ainsi, les nerfs prennent toujours leur origine réelle dans la matière ponctuée et toutes les fois qu'ils semblent partir du milieu d'un connectif, qui en est dépourvu ainsi que de cellules nerveuses, on peut être assuré qu'il n'y a là qu'un simple accolement de leurs fibres et qu'il en faut chercher l'origine dans un centre supérieur ou inférieur.

G. Pruvot. Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes. *Arch. de Zool. expérimentale et générale*, 2e série, t. III, p. 323, 1885.

Voici, à ce sujet, le curieux résumé emprunté à Nansen :

« A *direct origin* of the *nerve-tubes* in ganglion cells has long ago been maintained by Helmholtz.

» Amongst the later adherents of this opinion, the following may be named : Hannover, Will, Bruch, Wedl, Faivre, Owsjannikow, Buchholz, Chéron, Brandt, Stieda, Berger, Yung, Claus, Lang, Spengel, Michels, Freud, Koestler, Rohde, Poirier.

» Walter, Solbrig, Bellonci, Böhmig, Haller and Nansen, have described *a direct origin* of the tubes in cells, but at the same time have also described *an indirect origin* as being present; Walter, Solbrig, Böhmig and Haller even suppose this to be prevalent mode.

» Rawitz... views are expressed very like those of Haller.

» Amongst those who maintain an *indirect origin* of the *nerve-tubes* from a granular-fibrous mass, and, as a rule, deny the existence of a direct origin, the following writers may be specially named : Leydig, Waldeyer, Hermann, Hans Schultze, Krieger, Vignal, Pruvot, Viallanes, F. V. Wagner. Some of these, e. g. Leydig and Waldeyer, admit a direct origin to occur quite exceptionally. (1) »

Cette citation n'est pas sans causer quelque surprise. Elle montre qu'il n'y a peut-être pas de question en biologie qui ait été l'objet d'opinions plus contradictoires. Mais, ainsi que le fait remarquer Retzius, ces discordances paraîtront surtout étranges à ceux qui ne se sont pas rendus compte de la difficulté du sujet par un essai personnel : « .... findet man.... eine Divergenz der Darstellungen und der Auffassung, welche Denjenigen sonderbar erscheinen mag, welche die Schwierigkeiten des Gegenstandes nicht durch eigene Forschung geprüft haben (2). »

M. Nansen (1), dont l'attention était particulièrement attirée sur ces nombreuses contradictions, n'a pas réussi à les expliquer. Comme on le voit dans le texte cité plus haut, cet auteur a admis tantôt une origine directe et tantôt une origine indirecte des nerfs. Toutefois, il donne plus de précision à sa pensée dans le passage suivant : « Upon several occasions, i have described

---

(1) F. Nansen. *Loc. cit.*, p. 39-40.

(2) G. Retzius. Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen, *loc. cit.*, I, p. 23.

an indirect, as well as a direct, origin of the nerve-tubes and supposed both modes of origin to be present to a somewhat similar extent, as, in my opinion, the nerve-tubes having a direct (never isolated as most writers maintain) origin should be of a sensitive nature (1). »

Cette opinion de Nansen sera confirmée par les travaux de la majorité des histologistes de l'époque actuelle. Il sera démontré que les fibres centrifuges sont en continuation directe avec les cellules des ganglions d'origine, alors que les fibres centripètes ont une terminaison libre dans les mêmes ganglions et ne contractent par conséquent aucune union intime avec les cellules de ces ganglions. Partant, le terme d'origine indirecte appliqué à ces dernières devient inexact, puisqu'il s'agit d'une terminaison.

Pour pouvoir mieux apprécier le mémoire de Nansen, nous devons rapporter ici les vues détaillées de l'auteur sur la nature des éléments constituants de la substance ponctuée.

D'après Nansen (2), la substance ponctuée (dotted substance) de tous les *invertébrés bilatéraux* est constituée par des tubes nerveux et par des fibrilles nerveuses (primitive-tubes); Les éléments qui ont reçu le nom de fibres nerveuses sont de véritables tubes formés d'une gaine solide et d'un contenu liquide. Le contenu est seul de nature nerveuse; la gaîne est de nature conjonctive. « These tubes consist of a neuroglia-sheath, and a semi-fluid contents (hyaloplasm). » Ils ne diffèrent des tubes primitifs que par l'épaisseur plus grande de leur gaîne « their sheaths are stronger than the spongioplasmic ones of the latter. »

Les tubes et les fibrilles forment la substance ponctuée sans qu'il y ait anastomose entre eux. Le réseau que l'on voit dans les coupes n'est pas un réseau nerveux véritable contrairement à l'opinion de beaucoup d'auteurs; il est produit par la section des tubes qui forment la substance ponctuée (produced by the transsection of the tubes) et les mailles du réseau représentent les gaînes sectionnées (the meshes of the reticulation are only transsected sheaths of these tubes). Le contenu de ces tubes

---

(1) F. Nansen. *Ibid.*, p. 40.
(2) F. Nansen. *Loc. cit.*, p. 144-145.

(interfibrillar substance of various authors) est l'hyaloplasme ou substance nerveuse vraie (real nervous substance).

Nous reviendrons plus loin sur ces données originales de Nansen à propos de la structure du protoplasma et des prolongements des cellules ganglionnaires.

Les tubes et fibrilles qui forment la substance ponctuée ont, d'après le même auteur, l'origine suivante, ce sont :

1° Des rameaux des prolongements nerveux qui perdent leur individualité et se divisent en un grand nombre de ramuscules très fins ;

2° Des rameaux latéraux des prolongements nerveux qui ne perdent pas leur individualité, mais se transforment directement en tubes nerveux et émettent dans leur trajet à travers la substance ponctuée des branches collatérales ;

3° Des tubes nerveux longitudinaux qui passent à travers la substance ponctuée, spécialement dans la chaîne ventrale, et aboutissent, du moins en partie, dans les nerfs périphériques ;

4° Des rameaux latéraux de ces tubes nerveux ;

5° Des branches des rameaux longitudinaux qui se divisent en fins ramuscules allant se perdre dans la substance ponctuée ;

6° DES TUBES FINS OU FIBRILLES QUI SE RÉUNISSENT POUR FORMER DES TUBES NERVEUX PÉRIPHÉRIQUES PRENANT LEUR ORIGINE EXCLUSIVEMENT DANS LA SUBSTANCE PONCTUÉE ;

7° Des rameaux latéraux qui viennent se joindre avec des tubes nerveux périphériques. Ceux-ci partent directement des cellules ganglionnaires.

En dehors des tubes nerveux et des fibrilles nerveuses, il faut signaler la présence, dans la substance ponctuée de tous les invertébrés bilatéraux, de cellules et de fibres de névroglie.

Ainsi la substance ponctuée est essentiellement constituée par des tubes et des fibrilles de nature nerveuse. Il y a des tubes périphériques qui traversent cette substance en prenant directement leur origine dans les cellules nerveuses (2 et 7, *origine directe*) et il y en a d'autres qui se constituent de toutes pièces au dépens des tubes fins et des fibrilles de la substance ponctuée (6, *origine indirecte*).

En outre, en admettant la distinction établie par Golgi, Nansen considère les prolongements latéraux (protoplasmic processes)

comme ayant une fonction nutritive, tandis que les prolongements périphériques ont seuls un rôle conducteur.

En 1890, dans son Mémoire sur les Organes palléaux des Prosobranches, M. Félix Bernard (1) revient sur les discordances des auteurs au sujet de la structure du système nerveux et prend nettement parti avec ceux qui admettent l'origine indirecte des nerfs dans la substance ponctuée de Leydig.

« Outre l'*origine indirecte des nerfs* dans la substance ponctuée, dit-il, y a-t-il aussi une *origine directe dans les cellules?* Doit-on considérer (chez les Mollusques) une troisième sorte de prolongement, les *Nervenforsätze* de Deiters, ou les *Stammforsätze* de B. Haller? (2) Nansen et B. Haller sont encore en désaccord sur ce point, et, avec Solbrig, Böhmig, Garnault, admettent que des fibres nerveuses partent directement des prolongements des cellules larges (3). Je ne puis partager cette opinion, au moins en ce qui concerne l'organe de Spengel; je n'ai jamais vu les faisceaux même les plus minces provenir des prolongements cellulaires sans interposition d'un reticulum, si petit qu'il soit. La substance ponctuée pénètre d'ailleurs toute la masse du ganglion et se glisse entre les cellules dès qu'elles présentent entre elles un intervalle suffisant. »

---

(1) Félix Bernard. Organes palléaux des Prosobranches. *Ann. des sc. nat.*, t. IX, 1890, p. 146 .

(2) Béla Haller admet trois espèces de prolongements dans les cellules ganglionnaires :

1° Un prolongement d'union qui fait communiquer deux cellules entre elles (*Verbindungsfortsatz*);

2° Un prolongement réticulaire destiné à pénétrer dans le réseau nerveux central (*Netzfortsatz*). Les prolongements réticulaires (prolongements latéraux) s'unissent avec le réseau fibrillaire de la substance ponctuée au lieu d'y pénétrer directement sans anastomose suivant l'opinion de Nansen citée plus haut;

3° Un prolongement d'origine devant pénétrer directement dans un nerf périphérique ou dans une commmissure (*Stammfortsatz*).

Le *Stammfortsatz* est analogue au prolongement nerveux de Deiters.

Béla Haller. Untersuchungen über marine Rhipidoglossen; II. Textur des Central-nervensystems und seiner Hüllen. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XI, 1885.

(3) M. Vignal, dans son travail sur les centres nerveux des invertébrés, ne se prononce pas sur ce point à propos des Mollusques. *Loc. cit.*, p. 338.

Ces quelques lignes empruntées au mémoire de M. Félix Bernard suffisent à montrer que la question est loin d'être résolue pour tous. Depuis cette époque, aucun histologiste n'a repris l'étude systématique des centres nerveux chez les Mollusques dans le but d'élucider la structure de la substance ponctuée et le délicat problème de l'origne des nerfs.

Si les Mollusques ont été délaissés au point de vue des recherches histologiques sur le système nerveux, il n'en est pas de même des Arthropodes et des Vers. Ceux-ci ont été l'objet de travaux extrêmement importants. Il y a tout intérêt à les passer en revue avant de faire part de nos recherches personnelles, car, en se basant sur la grande invariabilité du système nerveux, il est permis de supposer que les notions acquises dans un groupe zoologique peuvent être étendues aux groupes zoologiques voisins. Les faits observés dans une série animale quelconque sont d'autant plus intéressants qu'ils ont une portée générale plus grande.

Il faut citer d'abord le remarquable travail de Retzius sur le système nerveux des Crustacés. Ce savant est arrivé aux conclusions essentielles suivantes en ce qui concerne les organes centraux (ganglions de la chaîne ventrale et du cerveau) chez *Astacus* et *Palœmon* (1).

Les cellules ganglionnaires sont unipolaires, sauf quelques rares exceptions, c'est-à-dire que du corps cellulaire naît un prolongement unique qui se dirige directement comme prolongement d'origine (*Stammfortsatz*) vers un faisceau nerveux commissural ou périphérique. Mais pendant son trajet, du moins selon toute apparence, il émet latéralement des rameaux qui émergent comme prolongements latéraux accessoires (*Nebenfortsätze*) vers la substance ponctuée des ganglions pour se terminer, après une ramification plus ou moins abondante, par de petits rameaux noueux et nacrés sans formation réticulaire et sans anastomose.

Les prolongements d'origine ou *tronculaires* pénètrent directement dans les faisceaux nerveux; les prolongements latéraux doivent être considérés comme des prolongements nerveux et

---

(1) G. Retzius. Zur Kenntniss des Centralnervensystem der Crustaceen, *loc. cit.*, I, p. 47.

non pas seulement comme des rameaux nutritifs (Golgi, Nansen).

La substance ponctuée est constituée dans son essence par les innombrables prolongements latéraux des cellules ganglionnaires, prolongements richement ramifiés, mais non anastomosés, qui, dans les ramifications ultimes, s'entortillent les uns autour des autres, sont même en contact réciproque, mais n'offrent entre eux aucune union réelle. Certains rameaux tronculaires et latéraux dont l'origine se trouve dans d'autres ganglions contribuent également à la formation de la substance ponctuée.

La présence d'un réseau réticulé entre les prolongements des cellules ganglionnaires et les faisceaux nerveux périphériques ne peut en aucune façon être soutenue. En effet, d'accord sous ce rapport avec Buchholtz et Nansen, l'auteur pense qu'il n'existe aucune trame anastomotique dans la substance ponctuée et que cette substance est essentiellement constituée par les rameaux latéraux libres des prolongements ganglionnaires.

Une origine directe des faisceaux nerveux émanant des cellules ganglionnaires sans prolongements latéraux vers la substance ponctuée, de même qu'une origine indirecte de faisceaux nerveux émanant d'un réseau ou d'une trame de la substance ponctuée sans relation directe avec un prolongement cellulaire sont a peine possibles, bien que l'imperfection des colorations puisse plaider en faveur de cette dernière opinion.

Ces conclusions de Retzius formulées de la sorte ne pouvaient manquer d'avoir un grand retentissement. Pour la première fois, cet auteur unifiait en quelque sorte la structure du système nerveux chez les vertébrés et chez les invertébrés, telle qu'elle a été conçue, du moins chez les premiers de ces animaux, à la suite des travaux de Golgi, par Ramon y Cajal, Kölliker, Van Gehuchten, etc. Ramon y Cajal (1) s'exprime ainsi au sujet des découvertes du savant Suédois : « Retzius a constaté dans les ganglions des Crustacés, c'est-à-dire dans la *Punksubstanz* de Leydig, l'arsenal où les défenseurs des réseaux ont puisé leurs arguments les plus puissants, l'indépendance cellulaire et la libre terminaison des arborisations des Cylindraxes. »

Nansen avait émis cette opinion qu'il existait au point de vue

---

(1) Ramon y Cajal. Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La cellule*, tome VII, 1er fascicule, p. 125.

de la nature des prolongements deux espèces de cellules ganglionnaires. Dans les unes, le prolongement nerveux conserve son individualité tout en donnant des rameaux latéraux et se termine dans un faisceau nerveux; dans les autres, le prolongement se ramifie de telle façon qu'il perd son individualité. Pour les Crustacés tels que *Astacus* et *Palæmon*, Retzius n'a pu voir que la première variété de cellules. Les beaux dessins qu'en donne cet auteur causent toutefois une certaine surprise. On remarque que les prolongements des cellules sont plus gros à une certaine distance qu'au point de départ de la cellule elle-même. On constate aussi la présence de nombreuses varicosités sur les ramuscules de terminaison. Nous serons obligé de revenir sur ces faits en exposant nos recherches sur la structure du sytème nerveux des Gastéropodes.

Ce qui surprend encore dans le beau mémoire de Retzius, c'est qu'il n'y soit pas fait mention des petites cellules si caractéristiques (cellules chromatiques) que l'on rencontre au niveau des régions sensorielles du cerveau. Le reproche que H. Viallanes a adressé à Nansen peut être également fait à Retzius. « En traitant des Arthropodes qui ont été un de ses objets d'étude favori, M. Nansen s'occupe seulement des ganglions de la chaîne ventrale et passe sous silence les parties si remarquables qu'on trouve dans les régions optiques et olfactives du cerveau. Pourtant l'aspect microscopique de ces parties est bien fait pour dérouter celui qui n'aurait jamais observé que des ganglions ventraux (1). »

Retzius a étendu aux Vers (2) la notion de l'indépendance cellulaire qu'il avait si bien défendue chez les Crustacés. Il a complété et précisé les recherches de Biedermann (3) sur le même

---

(1) H. Viallanes. Sur la structure de la lame ganglionnaire des Crustacés décapodes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, t. XVI, 1891, p. 168, et Contribution à l'histologie du système nerveux des invertébrés : La lame ganglionnaire de la langouste. *Ann. des sc. nat. zool.*, 7e série, t. XIII, 1892, p. 387.

(2) G. Retzius. Zur kenntniss des Centralen Nervensystems der Würmer. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge. II. Morphologisches Jahrbuch*, t. XIX, 1893, p. 145.

(3) W. Biedermann. Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, Bd. 25. 1891.

sujet. Il admet que la substance ponctuée est composée d'un réseau de filaments très fins dont l'origine est triple. Tout d'abord, elle est constituée par les prolongements latéraux des cellules ganglionnaires; elle est formée de plus par les ramifications dendritiques des faisceaux provenant des nerfs périphériques et pénétrant dans le ganglion; enfin elle possède des faisceaux provenant des nerfs entrant ou sortant des commissures longitudinales. Ces divers éléments constituant le réseau de la substance ponctuée de Leydig n'offrent entre eux que des rapports de contact.

Après les travaux de Retzius, nous devons une mention toute spéciale au récent mémoire de H. Viallanes (1) sur le système nerveux des articulés. On sait que H. Viallanes était autrefois partisan de l'origine indirecte des nerfs. Dans son dernier mémoire, il modifie ses idées anciennes en donnant des détails très précis sur la structure des masses ganglionnaires. Il faut tenir d'autant plus compte de cette évolution dans l'esprit de Viallanes que cet auteur a consacré exclusivement les dix dernières années de sa vie à l'étude du système nerveux chez les Insectes et les Crustacés.

D'après Viallanes, les cellules nerveuses chez les articulés se présentent sous deux formes : les unes appartiennent au type normal et méritent le nom de *cellules ganglionnaires* proprement dites; les autres sont connues sous le nom de *cellules chromatiques* ou de *noyaux ganglionnaires* (Dielt). Ces dernières sont des cellules modifiées en ce sens que le protoplasma est réduit à sa plus simple expression, c'est-à-dire à une couche extrêmement mince enveloppant un noyau normal, mais généralement plus riche en chromatine que celui des cellules nerveuses ordinaires. Ces cellules ne sont point réparties dans tous les points du système nerveux. Elles sont localisées dans certaines régions du cerveau où elles sont associées exclusivemens aux corps pédonculés, aux ganglions optiques et aux lobes olfactifs. Ce sont des éléments spéciaux aux centres psychiques et à ceux de la sensibilité spéciale. En ce qui concerne la texture des masses

(1) H. Viallanes. *Etudes histologiques et organologiques sur le système nerveux et les organes des sens des animaux articulés*, 6e mémoire, 7e série, t. XIV, 1893, p. 422.

ganglionnaires, nous tenons à reproduire intégralement les idées émises par ce savant à ce sujet :

« Quand, sur une coupe, on examine la partie centrale ou substance blanche d'une masse ganglionnaire quelconque, on la trouve constituée par une gangue névroglique formée d'une substance homogène dans laquelle plongent de petits noyaux. Elle est de même nature que la substance qui forme l'enveloppe des cellules nerveuses et des cylindre-axes et se continue d'ailleurs avec celle-ci. Au sein de la gangue névroglique, on observe UN FOUILLIS TRÈS SERRÉ DE CYLINDRE-AXES DE TOUTES TAILLES QUI POUR LA PLUPART SE RAMIFIENT EN BRANCHES DE PLUS EN PLUS TÉNUES QUI SOUVENT SEMBLENT SE TERMINER PAR DES POINTES D'UNE FINESSE EXTRÊME, MAIS QUI NE S'ANASTOMOSENT ENTRE ELLES QUE TRÈS RAREMENT.

Les cylindre-axes qui composent la substance blanche des masses médullaires peuvent être distingués en trois catégories :

1° *Cylindre-axes centrifuges.* — Ils sont toujours d'un fort calibre, naissent des cellules ganglionnaires les plus volumineuses dont ils sont les prolongements. Ils traversent la substance centrale, puis en ressortent pour se continuer dans les nerfs dont ils constituent les filets moteurs. Mais durant leur trajet, ils émettent quelques branches extrêmement grêles qui ne tardent pas à se perdre dans le fouillis fibrillaire qui forme la substance centrale.

2° *Cylindre-axes centripètes.* — Ils sont toujours beaucoup plus grêles que les cylindre-axes moteurs, surtout s'ils sont affectés à la sensibilité spéciale. Ils pénètrent dans la substance centrale des masses ganglionnaires et, après un trajet plus ou moins long, s'y divisent en branches de plus en plus fines qui se perdent au milieu du fouillis fibrillaire, mais *n'ont jamais été suivis jusqu'à des cellules*. Je dirai même que rien ne donne lieu de supposer qu'ils se terminent en s'unissant à ces éléments.

3° *Cylindre-axes intrinsèques*. — Ils naissent de cellules généralement moins volumineuses que les cellules motrices, et, s'il s'agit de centres de la sensibilité spéciale, d'éléments dont le protoplasme est réduit à une couche extrêmement mince (noyaux ganglionnaires). Ces cylindre-axes dont le volume est proportionné à celui des cellules qui les fournissent s'enfoncent dans

la substance centrale et s'y divisent en branches très fines et forment ainsi un lacis fibrillaire très serré. Ainsi, la substance centrale ou substance blanche des masses ganglionnaires est entièrement formée par un fouillis de cylindre-axes d'origines diverses et plongés au sein même d'une masse névroglique homogène. Dans les points où les cylindre-axes sont de grande taille ou ordonnés en faisceaux bien définis, la présence de ceux-ci a été reconnue depuis longtemps, et ces régions ont été désignées sous le nom de masses fibreuses, faisceaux fibreux, etc. Mais en beaucoup d'autres places et notamment dans la lame ganglionnaire, les masses médullaires du ganglion optique, le corps central, le lobe olfactif, etc., les cylindre-axes sont très fins, très réguliers, et le fouillis qu'ils forment remarquablement serré, bien que toujours reconnaissable quand on emploie une bonne méthode et un grossissement suffisant. Avant que la structure intime de ces régions ait été définie, on les disait formées de *substance ponctuée*. Ce mot doit disparaître, car il exprime seulement l'ignorance dans laquelle nous étions sur la structure intime des centres nerveux. »

Telles sont les vues nouvelles de Viallanes sur la structure des masses ganglionnaires des Arthropodes. Nous devons relever certains faits importants. Cet auteur distingue deux sortes de cellules : les cellules chromatiques, déjà vues par Dielt, en rapport avec la sensibilité spéciale, et les cellules ganglionnaires proprement dites. Il admet aujourd'hui l'origine directe pour les fibres motrices. Quant aux fibres centripètes, elles ne se mettent point en rapport avec les cellules des ganglions. Elles se divisent en branches qui se perdent dans le fouillis fibrillaire, en ne s'anastomosant que très rarement. Quoique l'indépendance des éléments nerveux ne soit pas nettement affirmée, les faits signalés par Viallanes concordent par ailleurs avec ceux de Retzius et avec les résultats qui ont été acquis dans ces dernières années sur le système nerveux des vertébrés. Chez ces derniers, l'origine directe des fibres motrices est d'une démonstration courante; d'un autre côté, les recherches de Cajal, Kölliker, etc., ont démontré que, contrairement à l'opinion généralement admise, les fibres des racines postérieures n'entrent pas dans la moelle en rapport avec des cellules nerveuses. Elles se terminent par des arborisations libres dans le feutrage nerveux général

de la substance grise. Il en serait ainsi dans toute l'étendue de l'axe cérébro-spinal pour toutes les fibres nerveuses d'origine périphérique. Les fibres des nerfs optique, olfactif et acoustique auraient une terminaison cérébrale identique comme cela paraît ressortir des travaux de Ramon y Cajal, de van Gehuchten, de Pedro Ramon, de Martin et de Retzius. L'idée de l'indépendance des cellules et des fibres nerveuses elles-mêmes tend à se généraliser chez les vertébrés à la suite des travaux de Forel (1), His (2), Kölliker (3), Ramon y Cajal (4) et van Gehuchten (5). Cependant l'accord n'est pas absolument unanime.

En 1891, en effet, Landowsky (6) concluait de ses études sur la moelle de quelques mammifères et des Batraciens que tous les prolongements nerveux, au lieu de se terminer par bout libre, pourraient bien prendre part à la formation d'un *réseau* aisément démontrable. D'après Masius (7), dont les observations récentes ont été faites avec la méthode Golgi, il existerait aussi une réelle continuité anatomique entre les divers éléments cellulaires nerveux. Il est vrai que les figures données par ces auteurs ne paraissent pas suffisamment démonstratives pour convaincre les histologistes.

A côté des travaux de Retzius et de Viallanes, nous citerons ceux

---

(1) Forel. *Arch. f. Psychiat.*, Bd., XVIII.

(2) His. Histogenese und Zusammenhang der Nerven elemente. *Ref. in der anat. section des internat. med. congresses zu Berlin, sitzung* vom 7 Aug., 1890, et Zur Geschichte des menschlichen Ruckenmarkes u. der Nervenwurzeln. *Abhandl. d. math. phys. class. d. Konigl. sächsischen Gesellsch. d. Wissench.*, Bd., XIII, t. VI, 1886.

(3) Kölliker. Zur Anatomie der centralen Nervensystems. Das Rückenmark; *Zeitschrift f. Wissenschaft. Zool.* LI, 1890. Ibid. Der feinere Bau des Verlängerten markes. *Anat. Anzeiger*, nos 14, 15, 1891.

(4) Ramon y Cajal. Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux; *Anat. Anzeig.*, 1890, no 4; et sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet. *Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol.*, 1889. Bd. VI. Ibid. Nuevo concepto de la Histologia de los centros nerviosos. Barcelona, 1893.

(5) Van Gehuchten. Le système nerveux de l'homme, Lierre, 1893.

(6) Von Landowsky. Von Aufbau des Ruckenmarks. *Arch. f. Microsk. Anat.*, 1891, Bd., XXXVIII.

(7) J. Masius. Recherches histologiques sur le système nerveux central. *Arch. de Biologie.* Van Beneden, 1892, t. XII, fasc. 1.

de von Lenhössek (1) qui apportent des documents nouveaux et intéressants sur la disposition des éléments nerveux et sur leur indépendance réciproque.

D'après cet auteur, quoiqu'on ait rencontré chez les Crustacés et les Vers des cellules unipolaires et multipolaires, on peut dire que chez eux le type unipolaire est le plus commun. Le corps cellulaire pyriforme et régulier s'amincit pour donner naissance à un volumineux prolongement sur lequel Retzius a cru pouvoir, chez certains vers, démontrer l'existence de la division en T, sans savoir cependant ce que devenaient les deux branches de division. C'est là un cas exceptionnel, car, chez presque tous, les prolongements se continuent avec une racine nerveuse et abandonnent la chaîne médullaire sans se subdiviser. Tant que le prolongement en question appartient à cette dernière, c'est-à-dire depuis son origine jusqu'à son émergence, il envoie un certain nombre de branches qui tantôt se divisent après un court trajet en une multitude de ramifications terminales libres, tantôt traversent de grands segments de moelle sous forme de fibres longitudinales, émettant des fibres latérales ramifiées, pour se terminer également par une extrémité arboriforme. Ce sont les prolongements latéraux accessoires qui, par leur entrelacement intime, constituent la substance ponctuée de Leydig. Par conséquent, ce n'est pas à un réseau que l'on a affaire, mais à un feutrage dense qui résulte de l'intrication des ramifications des prolongements latéraux. Von Lenhössek considère les prolongements latéraux accessoires comme des *Cylindrodendrites* par opposition aux *Cytodendrites* des cellules stellaires des vertébrés et désigne la substance ponctuée sous le nom de *Zone dendritique*. Chez les invertébrés, les rapports des cellules nerveuses centrales entre elles ne sont représentés que par les dendrites. A ceux-ci viennent s'ajouter, toutefois, les terminaisons centrales libres des fibres sensitives. Chez les Vers, les cellules sensitives sont, d'après le même auteur,

(1) Von Lenhössek. Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. *Arch. für Microsk. Anat.*, 1892, 39. Id. Das feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, in *Fortschritte der Medicin*, 1892; traduit par E. Chrétien, dans le *Journal des Connaissances médicales*, 1893, nº 3 et suivants.

placées dans le tégument. Les fibres qui en partent (d'ordre centripète) arrivent à la chaîne ganglionnaire et se comportent de la même façon que les fibres des racines postérieures chez les vertébrés. Elles se bifurquent en Y, fournissant une branche ascendante et une branche descendante, toutes deux longitudinales, puis se terminent en pointe. Contrairement à ce qui existe chez les vertébrés, elles ne fournissent pas de collatérales.

En 1892, M. P. Cerfontaine (1) a repris l'étude du système nerveux central du lombric terrestre. Contrairement à l'opinion de von Lenhössek, M. Cerfontaine considère les fibres géantes de Leydig, malgré leur caractère histologique tout spécial, comme des éléments de nature nerveuse et décrit des anastomoses entre les fibres géantes latérales au-dessus et au-dessous de la fibre géante médiane. Il retrace, dans une planche fort curieuse, les faits observés par lui, après l'emploi du bleu de méthylène, en ce qui concerne la forme, la constitution, la répartition des cellules ganglionnaires de la chaîne abdominale et le trajet des fibres qui partent de ces cellules. Quand on examine celles-ci avec leurs prolongements multiples diversement contournés, on ne peut se défendre de l'idée que la méthode d'Ehrlich a été prise en défaut et que l'auteur a attribué malgré lui aux cellules nerveuses une forme et des contours qu'elles ne possèdent pas réellement. Aussi, nous penchons à croire que les histologistes qui ont l'habitude de pratiquer des coupes dans les centres nerveux des invertébrés n'accepteront qu'avec quelques réserves les faits indiqués par M. Cerfontaine, en attendant qu'ils puissent être contrôlés par des recherches nouvelles.

En août 1892, dans une communication faite au Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences sur le système nerveux d'*Helix aspersa* Müller, nous faisions déjà des remarques analogues à celles des auteurs précités. Nous disions que les fibres à cylindre-axe centrifuge étaient en rapport de continuité avec les cellules ganglionnaires, tandis que les fibres centripètes, notamment les fibres de la sensibilité spéciale,

---

(1) P. Cerfontaine. Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, T. XXIII, p. 742, 1892.

se terminaient dans la trame de la substance ponctuée sans se mettre en relation, par une union directe, avec les cellules des mêmes ganglions (1). Mais nous n'étions pas moins surpris de ne rencontrer qu'exceptionnellement la fibre centrifuge en rapport avec la cellule d'origine; tous les histologistes, même ceux dont la Technique histologique est le plus perfectionnée, ont dû faire la même remarque, du moins en ce qui concerne les Mollusques.

On peut examiner, en effet, un nombre considérable de coupes sériées, pratiquées dans les différentes parties du système nerveux d'un gastéropode, sans jamais constater la relation directe des cellules et des fibres. Et c'est ainsi que la première opinion, qui vient forcément à l'esprit de tout observateur, est que les nerfs partent de la substance ponctuée centrale. Quelque porté que l'on soit à admettre l'uniformité de structure du système nerveux dans l'échelle zoologique et à se laisser guider par l'analogie des Vertébrés, on ne peut pas ne pas prendre en considération les observations de Leydig, ce vétéran de l'histologie, qui avait lui-même vu exceptionnellement, comme le montre la citation de Nansen (p. 46), l'origine directe des fibres dans les cellules ganglionnaires et qui n'en persistait pas moins à dire que, d'une manière générale, les fibres des nerfs se constituaient dans la masse ponctuée des ganglions. En tout cas, il est permis de supposer que s'il y a continuation directe entre la cellule nerveuse et la fibre constituante des nerfs centrifuges, cette continuation est moins simple que chez les Vertébrés et d'une observation autrement difficile. Ces faits avaient frappé Viallanes lui-même, quoiqu'il n'en ait point donné l'interprétation. Il semble qu'il y ait là comme une *inconnue* dont la détermination donnerait sans doute, du moins en partie, la clef des contradictions qui n'ont pas cessé d'exister à ce sujet.

Nous avons fait tous nos efforts pour élucider, à l'aide de préparations absolument démonstratives, cette partie délicate de l'histologie des centres nerveux chez les Gastéropodes. Les belles planches de G. Retzius (2) sur le système nerveux des Crustacés

---

(1) B. de Nabias. Sur le cerveau d'*Helix aspersa* Müller. *Association française pour l'avancement des Sciences.* Pau, 1892.

(2) G. Retzius. *Loc. cit.*, I, 1890.

et celle que donne P. Cerfontaine (1) sur le système nerveux du Lombric, où l'on voit si nettement la continuation des cylindre-axes avec les cellules nerveuses et avec les fibres périphériques des nerfs, laissent subsister, malgré tout, des doutes dans l'esprit à cause de la forme bizarre donnée à l'élément nerveux lui-même. On a de la peine à croire à la réalité de cellules nerveuses pourvues de prolongements tels que ceux qui leur sont attribués par ces savants. Il y avait intérêt, de toute façon, à apporter des preuves nouvelles, avec une méthode différente, mais sûre, en étudiant les Mollusques dont le système nerveux est resté inexploré depuis que l'on cherche à étendre aux Invertébrés la conception actuellement admise sur la structure du système nerveux chez les animaux supérieurs.

---

(1) P. Cerfontaine. *Loc. cit.*, 1892.

III

OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES SUR LE SYSTÈME NERVEUX DES GASTÉROPODES

L'exposé de nos observations histologiques sur le système nerveux des Gastéropodes doit naturellement comprendre :

1° L'étude des éléments nerveux et celle de la névroglie, tissu intermédiaire dans lequel sont plongées les cellules et les fibres nerveuses.

Il y a lieu d'examiner ensuite, d'après les considérations historiques développées plus haut, les questions suivantes :

2° Y a-t-il continuation directe entre les prolongements des cellules ganglionnaires et les fibres constituantes des nerfs ? Et, si cette continuation existe réellement, pourquoi passe-t-elle inaperçue au point que tant d'histologistes éminents aient pu croire à une origine indirecte de ces fibres dans la substance ponctuée des ganglions ?

3° Existe-t-il une arborisation terminale libre pour les fibres centripètes ? Et, s'il en est ainsi, quelles sont les relations avec les cylindre-axes centrifuges au point de vue du réflexe nerveux ?

4° Y a-t-il enfin une différence de structure, comme on l'a cru longtemps, entre la substance ponctuée des ganglions sous-œsophagiens et les trames si fines de même nom qui n'existent que dans le cerveau, en rapport avec les régions sensorielles ? Et, si cette structure est fondamentalement la même, comme l'admet Viallanes chez les Arthropodes, comment expliquer des apparences aussi distinctes, puisqu'il a fallu créer pour ces dernières des noms spéciaux dans les recherches de topographie cérébrale ?

I. — Éléments nerveux.

Malgré les différences que peuvent présenter entre elles les cellules nerveuses, elles offrent cependant un caractère commun : elles émettent toutes des prolongements. Suivant le nombre de ceux-ci, elles sont unipolaires, bipolaires ou multipolaires. Il n'existe pas, du moins à l'état adulte, de cellules nerveuses apolaires.

Quelques auteurs réservent le nom de cellule nerveuse à la désignation exclusive du globe ganglionnaire et décrivent comme éléments spéciaux les prolongements qui forment les fibres nerveuses. Cependant, ainsi que le démontre la structure histologique, la cellule nerveuse est inséparable de ses prolongements. Elle constitue avec ces derniers une unité indépendante. Aussi, il nous paraît que Waldeyer (1) a eu une heureuse idée en créant le nom de *Neurone* pour désigner à la fois et le corps cellulaire et les prolongements nerveux. Dès lors, pour le définir, on peut dire que le tissu nerveux est simplement constitué par des neurones répandus au sein de la névroglie (2).

Les cellules nerveuses des Gastéropodes pulmonés terrestres

---

(1) W. Waldeyer. Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie d. Centralnervensystems. *Deutsche Med. Wochenschrift*, 1891.

(2) A. Schäfer a changé le sens du mot *Neurone* pour l'attribuer uniquement au cylindre-axe ou prolongement de Deiters. Il désigne sous le nom de *dendrons* les prolongements protoplasmiques et sous le nom de *neurodendrons* les prolongements latéraux décrits par Retzius dans les cellules unipolaires des Crustacés. Il propose, en outre, une classification des cellules nerveuses basée sur la nature et le nombre des prolongements auxquels elles donnent naissance. « Thus there are some nerve-cells which have no dendrons; there are others which have many dendrons. All, however, possess at least one neuron. We may then primarily distinguish between *dendric* and *adendric* cells; and according to the number of neurons we may further distinguish these cells into those which are *mononeuric* and those which are *polyneuric (dineuric, trineuric, etc.)*, according as we find one, two, or more neurons or axis-cylinder processes passing off from the cell-body or from any of the dendrons. » (E. A. Schäfer. The nerve cell considered as the basis of neurology. *Brain*, 1893, p. 139). Cette classification, établie sur la distinction des prolongements cellulaires, ne paraît pas avoir beaucoup de chance d'être conservée, ainsi que nous le montrerons dans la suite.

se rattachent à deux types essentiels. Le premier type correspond aux cellules, généralement volumineuses, que l'on observe dans les centres viscéraux et pédieux ainsi que dans les régions moyenne et postérieure du cerveau (méso et postcérébron): ce sont les cellules ganglionnaires proprement dites. Le deuxième type correspond aux petites cellules que l'on observe exclusivement dans la région antérieure du cerveau (protocérébron) et dans les organes affectés à la sensibilité spéciale (ganglions terminaux du grand et du petit tentacule, ganglion du nerf labial externe ou *nerf gustatif* et vésicule auditive). Elles sont comparables aux cellules décrites chez les Arthropodes, sous le nom de noyaux chromatiques (Dielt) ou de cellules chromatiques (Saint-Remy et Viallanes). La comparaison est d'autant plus exacte que ces cellules ne se rencontrent également chez ces derniers animaux qu'au voisinage des régions sensorielles.

Quel que soit le type que l'on considère, les cellules nerveuses sont presque universellement unipolaires.

Ces deux types paraissent concorder sensiblement avec ceux que Golgi a établis pour les cellules du cerveau et de la moelle des Vertébrés en se basant sur la manière dont se comportent les prolongements cylindraxils, savoir :

Type I. — Le prolongement cylindraxil conserve son individualité et se continue directement avec une fibre centrifuge. Ce type correspond à la forme ordinaire décrite par Deiters. On sait que ce type cellulaire a été modifié à la suite des travaux de Golgi. Le prolongement cylindraxil ne reste pas absolument indivis comme l'admettait Deiters. Il donne naissance, immédiatement après son origine, à un certain nombre de branches collatérales finement ramifiées, mais il se prolonge toujours en une fibre plus ou moins longue dans les centres nerveux ou dans les nerfs périphériques. (*Cellules à prolongement long* de Cajal et Kölliker). Du corps de la cellule partent des prolongements ramifiés en bois de cerf. (Prolongements protoplasmiques de Deiters ou cytodendrites des auteurs modernes).

Type II. — Le prolongement ne conserve pas longtemps son unité. Après un court trajet, il se divise en ramifications arboriformes complexes.

C'est le type cellulaire de Golgi. A cette forme, dont le siège

de prédilection a été indiqué à tort par Golgi dans la corne postérieure et la substance gélatineuse de Rolando et que l'on peut retrouver dans les différentes régions du système nerveux central, nous rattachons surtout les cellules bipolaires des organes sensoriels, ainsi que les cellules rétiniennes connues sous le nom de *grains* (M. Schultze) ou de *spongioblastes* (W. Muller), dont le prolongement nerveux n'abandonne pas la rétine, mais s'étale en pinceau dans l'épaisseur de la couche granuleuse interne. (Cellules sensitives de Golgi; cellules de transmission de Cajal; et mieux *cellules à prolongement court* de Cajal et Kölliker).

Nous verrons, dans la suite, jusqu'à quel point ces rapprochements sont justifiés.

Les cellules nerveuses n'ont pas de membrane propre. Leur enveloppe se confond avec la névroglie qui fera l'objet d'un paragraphe spécial.

CELLULES GANGLIONNAIRES PROPREMENT DITES OU CELLULES DU PREMIER TYPE

Quand on examine des coupes pratiquées dans les centres nerveux des Gastéropodes (ganglions viscéraux et pédieux, ganglions du stomato-gastrique et ganglions cérébroïdes dans les régions méso-cérébrale et post-cérébrale), telles que celles qui sont représentées Fig. 1, 2, 3, dans le Texte; Pl. III, Fig. 60-65 et Pl. V, Fig. 101 et 106, on remarque les principaux faits suivants :

a. Le protoplasma de la cellule nerveuse et les prolongements qui en partent se comportent de la même façon vis-à-vis des réactifs colorants. Dans les préparations à l'éosine hématoxylique notamment, après coloration *in toto*, le protoplasma et les prolongements présentent une belle teinte rose uniforme due à l'éosine, tandis que le noyau offrant plus d'affinité pour l'hématoxyline, se montre coloré en bleu foncé. Il en résulte, contrairement à l'opinion de certains auteurs [Buchholtz (1), Solbrig (2),

---

(1) Buchholtz. Bemerkungen über den hist. Bau des central nervensystems d. Süsswasser mollusken *(Muller's Arch.)*, 1863, p. 234-264.

(2) Solbrig. Ueber die feinere Structur der Nervenelemente bei den Gasteropoden, München, 1870.

H. Schultze (1), Béla Haller (2)], que les prolongements cellulaires sont une émanation directe du protoplasma et qu'ils sont constitués chimiquement par la même substance.

Les doubles colorations obtenues à l'aide du picrocarmin après l'action du bleu de méthylène ou de l'acide chromique, dans lesquelles on observe pour les noyaux et le protoplasme avec les prolongements, les colorations bleue et rose dans le premier cas, rose et jaune dans le second, ne laissent aucun doute sur ce point (3).

Cependant, au début de nos recherches, nous n'étions pas éloigné de croire qu'un prolongement nerveux partait du noyau. Nous avons encore des préparations qui semblent démontrer cette origine. Sur quelques rares cellules, en effet, on voit se détacher du voisinage du noyau un prolongement grêle, blanchâtre, tout-à-fait semblable à ceux qui ont été dessinés par Béla Haller (4). Or, il est facile de constater, en examinant avec soin ces sortes de cellules et en variant les grossissements, qu'il ne s'agit pas d'un prolongement nerveux. Ce pseudo-prolongement nucléaire est en réalité constitué par un pli de névroglie comme le prouvent : 1° la coloration blanche bien différente de celle des cylindre-axes vrais et du noyau lui-même dans toutes les préparations faites à l'aide des réactifs cités plus haut; 2° les petits corps ovales qui le recouvrent de distance en distance et qui ne sont autres que les noyaux de la névroglie; 3° le diamètre du prolongement qui n'est pas en rapport avec le volume de la cellule qui lui donne naissance. Il peut être mince pour une cellule volumineuse, alors que dans toutes les cellules, comme nous le montrerons plus loin, les prolongements nerveux sont sensiblement proportionnels au volume des cellules d'origine ou mieux à l'épaisseur de la couche protoplasmique qui entoure le noyau; 4° enfin, dans l'universalité des cellules,

---

(1) H. Schultze. Die fibrillœre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen, *Archiv. für Mikroscopische Anatomie,* 1879, Bd. XVI, p. 57.

(2) Béla Haller. Untersuchungen über marine Rhipidoglossen, *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XI et XII.

(3) Voir : Technique histologique, p. 30.

(4) Béla Haller. *Loc. cit.* Bd. XI, Taf. VI, fig. 23, *a, b, c;* et *Ibid.*, Bd. XI, Taf. XVII, fig. 1, 4, 5, 7.

le noyau, à l'état de repos, présente une membrane d'enveloppe qui le sépare nettement de la couche protoplasmique environnante.

b. Le protoplasma offre une striation fibrillaire caractéristique. Cette striation a été vue par Remak (1), dès 1844, dans les cellules ganglionnaires de l'Écrevisse. Contestée depuis par quelques auteurs, elle a été énergiquement soutenue par Nansen, dans son mémoire sur l'histologie comparée du système nerveux. Elle est admise par Ranvier (2) pour les cellules ganglionnaires viscérales de l'Escargot. Elle se montre avec une grande netteté dans les préparations faites selon la méthode de Heidenhain à l'hématoxyline bichromatée ou suivant celle de Viallanes à l'hématoxyline cuivreuse. On voit les fibrilles converger en rayonnant vers le col de la cellule et se réunir pour former son prolongement. Cet état fibrillaire rayonnant rappelle jusqu'à un certain point la disposition du filet qui part d'une nacelle pour entourer le corps d'un ballon, Pl. III, fig. 59, *Cs*. C'est à la périphérie du corps protoplasmique que les fibrilles apparaissent avec le plus de netteté.

Le prolongement cellulaire n'est donc que le protoplasma nerveux lui-même étiré en un pédicule plus ou moins allongé dans lequel les fibrilles sont dirigées longitudinalement et parallèlement. Pl. III, fig. 60. Cette structure fibrillaire du cylindre-axe est une nouvelle preuve que le noyau ne prend aucune part à sa formation.

Faut-il considérer ces fibrilles comme des filaments pleins ou comme des tubes creux, suivant la conception de Nansen? D'après ce savant, en effet, les fibrilles constitutives des cylindre-axes, au lieu d'être distinctes et parfaitement indépendantes, ne sont qu'une répétition du réticulum fibrillaire, tel qu'il existe dans le protoplasma de la cellule nerveuse, le réticulum ayant été tiré dans ce cas à une telle étendue que les mailles du réseau sont devenues extrêmement allongées et, selon toute apparence, parallèles. En conséquence, d'après Nansen, les fibrilles des cylindre-axes sont réellement la section optique

(1) Remak. Neurologische Erläuterungen (*Archiv. de J. Müller*, 1844), p. 469.

(2) Ranvier. Système nerveux. *Traité technique d'histologie*, Paris, 1889, p. 544.

longitudinale des cloisons allongées du réticulum protoplasmique (spongioplasma) avec un contenu liquide dans l'intervalle. C'est le contenu liquide qui forme la matière conductrice de la fibre nerveuse (1).

Cette question est évidemment de quelque intérêt en ce qui concerne le mode possible suivant lequel l'influx nerveux est conduit tout le long des cylindre-axes.

La théorie de Nansen a été acceptée sans réserves par M. Saint-Remy (2). « Les éléments qui ont reçu le nom de fibres nerveuses, dit-il, en résumant les idées de l'histologiste de Bergen, sont de véritables tubes formés d'une gaîne solide et d'un contenu liquide; le contenu est seul de nature nerveuse, la gaîne est de nature conjonctive (?) et appartient au système conjonctif qui s'étend sans discontinuité, à travers tout le système nerveux, l'enveloppant lui-même tout entier (névrilème) et formant les étuis des cellules et des tubes, jouant par conséquent vis-à-vis de la substance nerveuse liquide (?) le rôle d'une charpente et d'une paroi. Par suite, un nerf ne doit pas être regardé comme une réunion d'éléments simplement accolés, mais comme un gros tube divisé intérieurement par des cloisons longitudinales de même nature que sa paroi. C'est là, d'ailleurs, une manière de voir qu'on est forcé d'adopter quand on examine certaines dispositions comme celles qu'on observe, par exemple, dans la commissure œsophagienne de la scolopendre (Pl. I, fig. 2). Il existe là une charpente conjonctive très puissante, parsemée de quelques rares noyaux, qui forme sur les coupes un réseau à mailles irrégulières, de toutes tailles et de toutes formes. Il est inutile de chercher ici des fibres au sens primitif du mot. »

Quant à nous, nous ne partageons nullement les idées de Nansen. Sa conception au sujet des fibres nerveuses nous paraît aussi inacceptable que l'interprétation qu'il donne du réseau de la substance ponctuée, qui serait produit, non pas par un entre-croisement fibrillaire, mais bien par la section de tubes nerveux en quelque sorte juxtaposés, les mailles du réseau représentant, dès lors, les gaînes sectionnées de ces tubes. Nous pouvons

---

(1) Voir : Considérations historiques, p. 47.

(2) G. Saint-Remy. Cerveau des Arthropodes trachéates. — Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, p. 9, 1890.

d'ailleurs signaler, en ce qui concerne les fibres nerveuses, les faits contradictoires suivants : 1° la section transversale des fibres ne nous a pas permis de voir dans nos préparations les plus parfaites, avec les grossissements les plus variés, l'apparence de tubules caractérisée par une petite aire claire (*hyaloplasma*), bordée par une ligne circulaire définie (*spongioplasma* ou gaîne conjonctive mince); 2° nous verrons que, chez les Pulmonés, le tissu de névroglie est indépendant du tissu conjonctif qui forme l'enveloppe névrilématique externe et qu'il n'y a pas continuité de l'un à l'autre (Saint-Remy); 3° Par analogie avec ce que l'on sait sur d'autres cellules, le spongioplasma est la partie réellement fonctionnelle; l'hyaloplasma doit être considéré comme un liquide de nutrition. Cet antagonisme entre la substance protoplasmique proprement dite, seule douée d'un rôle physiologique actif, et le suc cellulaire ou liquide de nutrition, est des plus nets dans les cellules végétales. Si l'on ne peut comparer d'emblée le protoplasma végétal au protoplasma nerveux à cause de la différenciation fibrillaire de ce dernier, il n'en est pas moins comparable au protoplasma animal en général avec lequel il a des propriétés communes, et entre autres, les mêmes réactions physiques et chimiques.

En tout cas, si l'hyaloplasma peut servir à propager l'ébranlement nerveux, ce n'est pas en tant que liquide emprisonné dans un tube.

c. A mesure que le prolongement s'éloigne du corps de la cellule, il diminue d'épaisseur en perdant des fibrilles qui se rendent dans les branches de division. La cellule *Cv* (fig. I) du ganglion viscéral gauche d'*Helix aspersa* dont le prolongement d'origine mesure 40 μ, se divise en deux branches inégales renfermant chacune un nombre de fibrilles en rapport avec son épaisseur. Ces deux branches mesurent : la plus petite 12 μ, et la plus grande 28 μ. Elles se divisent et se subdivisent à leur tour jusqu'à ce que toutes les fibrilles constitutives se soient séparées.

Il en est de même pour les cellules *Cv* et *C' v'* de la fig. 3, dont les prolongements ne tardent pas à diminuer d'épaisseur après leur entrée dans les nerfs correspondants, ainsi que pour celles qui sont représentées en *Cs* et *Cg*, Pl. III, fig. 58-59 et Pl. V. fig. 106 L'examen de ces figures montre en même temps que le diamètre des prolongements d'origine est sensiblement proportionnel à

l'épaisseur de l'enveloppe protoplasmique des cellules qui leur donnent naissance.

Si les prolongements cellulaires perdent progressivement



Fig. 1. — Coupe pratiquée à travers les ganglions viscéraux d'*Helix aspersa*.

Cv, cellule volumineuse. Le globe ganglionnaire mesure 220 μ, le noyau 140 μ et le prolongement d'origine, 40 μ. Les deux branches de division du prolongement d'origine mesurent : l'une 28 μ, l'autre 12 μ (28 μ + 12 μ = 40 μ). — *N* noyau. Les bâtonnets chromatiques sont coupés en travers et apparaissent comme autant de nucléoles arrondis. — *N'*, le noyau à peine effleuré par la coupe montre les bâtonnets chromatiques dans leur longueur. — *Cm*, cellule moyenne. — *Cp*, cellule petite. — *Nv*, névroglie avec les petits noyaux ovales qu'elle renferme. — *Sp*, substance ponctuée.

leurs fibrilles constitutives, à mesure qu'on s'éloigne de la cellule d'origine, il est inexact de leur attribuer, à une certaine distance, une épaisseur plus grande qu'au point d'origine comme cela se voit dans les dessins de Retzius (1). Cela peut faire supposer qu'on s'est trouvé en présence d'un vice de préparation quelconque ou bien qu'on a attribué à une cellule un prolongement nerveux venant d'une autre cellule qu'on n'a pas vue.

---

(1) G. Retzius. Zur Kenntniss der Nervensystems der Crustaceen. *Biologische untersuchungen. Neue Folge. I*, 1890. Taf. IV, V, VI, u. s. w.

Il nous paraît aussi que les varicosités, que l'on décrit couramment sur les rameaux de terminaison des fibres nerveuses, sont dues simplement à un écartement partiel des fibrilles produit par la manipulation. Elles n'existent pas réellement.

d. La division du prolongement d'origine peut se faire à des distances variables. Parfois, les cylindre-axes centrifuges traversent toute l'épaisseur d'un ganglion, en conservant leur unité, et ce n'est qu'à leur point d'arrivée qu'a lieu l'éparpillement fibrillaire. Les faisceaux des cylindre-axes qui viennent de la masse ganglionnaire commissurale pour se rendre dans les ganglions pédieux, fig. 2, *Mc* et *Fpd*, de même que ceux qui partent de la masse ganglionnaire cérébro-viscérale, pour se rendre en sens inverse des précédents, dans les nerfs tentaculaires et péritentaculaires, ne donnent aucune branche collatérale dans leur trajet cérébral. Pl. III, fig. 55, *fa*, *fp* et Pl. IV, fig. 83, *fa*. Les cylindre-axes qui forment les gros faisceaux nerveux que l'on observe dans les ganglions viscéraux postérieurs de l'Aplysie, se divisent principalement dans les nerfs, à la sortie des ganglions. Fig. 3, *P d*. La cellule *Cg* (Pl. III, fig. 65) du centre pédieux d'*Helix aspersa*, montre que cette division s'est accomplie relativement loin dans l'épaisseur de la trame fibrillaire centrale qui forme la substance ponctuée du ganglion.

Les grosses cellules à prolongement épais du centre asymétrique d'*Helix aspersa*, Fig. I, *Cv*, se divisent à une petite distance des fibres commissurales qui traversent longitudinalement les divers ganglions de ce centre. Les cellules géantes *Cv*, *C'v'*, *C''v''*, Pl. V, fig. 106, qui sont de même ordre que les précédentes, montrent que le prolongement d'origine se divise également avant de pénétrer dans la substance fibrillaire ou substance blanche centrale en donnant naissance à un prolongement nerveux périphérique (*Rp*) et à un prolongement ganglionnaire qui se partage lui-même en deux branches : l'une ascendante *Ra*, l'autre descendante *Rd*. Ces deux branches se dirigent en sens inverse, au milieu des autres fibrilles plus grêles de la substance ponctuée, pour se porter, à travers les ganglions viscéraux, vers les connectifs cérébraux sur le pourtour desquels elles rencontrent des cellules éparses qui sont probablement des cellules d'association. On ne peut s'empêcher de

comparer ces éléments aux cellules unipolaires des ganglions spinaux des Vertébrés. Les collatérales qui prennent naissance sur le tronc d'origine ne sont pas perpendiculaires à ce tronc comme on l'observe dans les cellules stellaires ou pyramidales. Elles se détachent toujours suivant un angle plus ou moins aigu. Toutefois, nous ne faisons ce rapprochement qu'au point de vue de la forme. Nous n'avons pas pu déterminer encore les connexions périphériques de ces éléments.

Les cellules voisines plus petites (*Cm*) des mêmes ganglions, dont le prolongement grêle et long est proportionné également à l'épaisseur du corps protoplasmique, ne paraissent jamais se diviser avant d'arriver au niveau des fibres commissurales.

Enfin, dans d'autres cellules plus rares, la division du prolongement d'origine se fait au niveau du corps cellulaire lui-même. Ces cellules attirent l'attention à cause de leur forme bizarre. Ce sont des cellules en *chapeau de gendarme*. Pl. I, fig. 14, Pl. II, fig. 40 et Pl. 5, fig. 106. *Cch*. Ces cellules paraissent avoir une situation fixe. On ne les trouve, en effet, qu'au voisinage immédiat des prolongements fibrillaires longitudinaux qui forment la partie centrale des ganglions viscéraux, de même qu'au voisinage des fibres constituantes des connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral, dans leur trajet intra ou extra cérébral, ainsi que sur la commissure transverse sus-œsophagienne. En un mot, pour généraliser, on peut dire qu'on ne les trouve qu'au niveau des ponts d'union des différents centres. Elles ont une face plane immédiatement appliquée contre les fibres adjacentes, et une face convexe faisant saillie du côté externe. Les prolongements sont plus rapprochés du côté de la face plane que du côté convexe, ce qui semble montrer que les fibrilles ne partent pas de deux pôles symétriquement opposés; elles se sont séparées à un même niveau comme dans les cellules unipolaires. En réalité, elles dérivent de cellules unipolaires dans les lesquelles la division du prolongement d'origine s'est faite au voisinage immédiat du corps de la cellule. En raison de la situation même du corps cellulaire, lequel est en quelque sorte collé contre les premières fibres de la substance ponctuée centrale, il semble que la division ne pouvait se faire autrement qu'au niveau du corps protoplasmique lui-même et non à une plus grande distance. Les deux prolongements que présentent ces cellules offrent

naturellement leur maximum d'épaisseur à leur point de sortie (1).

Si ces prolongements se divisaient à leur tour à la naissance, le corps cellulaire prendrait la forme étoilée et la cellule serait multipolaire.

La forme stellaire ou pyramidale à prolongements multiples, telle qu'elle existe dans la moelle et le cerveau des Vertébrés, ne se rencontre pas chez les Gastéropodes. La cellule conserve le type unipolaire. Les fibrilles fusionnées dans un prolongement unique offrent sans doute une disposition plus simple, elles sont moins différenciées et moins indépendantes fonctionnellement que dans le type multipolaire où les fibrilles séparées dès l'origine, au niveau du globe central, semblent adaptées à un rôle d'association plus

---

(1) Nous faisons, dans ce cas, dériver une cellule bipolaire d'une cellule unipolaire, alors que, à la suite des travaux de His, von Lenhossék, Retzius, la tendance actuelle est de considérer la cellule bipolaire comme la plus simple des cellules nerveuses. Les cellules bipolaires des ganglions spinaux des Vertébrés (les poissons exceptés) se transforment, pendant le cours du développement, en cellules unipolaires. « Cette transformation, dit van Gehuchten, s'opère par le rapprochement des deux prolongements primitivement indépendants et par leur fusion intime sur une étendue variable (2). » Il nous paraît difficile d'admettre la soudure sur une étendue variable de deux prolongements indépendants et déjà différenciés. Les deux prolongements doivent rester toujours indépendants et si la cellule prend le type unipolaire, cela doit tenir à une croissance latérale du corps cellulaire perpendiculairement à la direction primitive des deux prolongements qui constituent de la sorte les deux premières branches de division.

D'après cette théorie, les cellules les plus simples sont représentées, en dehors des cellules des ganglions cérébro-spinaux qui ne seraient unipolaires qu'en apparence, par les éléments sensitifs périphériques que l'on croirait plus particulièrement différenciés : cellules bipolaires de la muqueuse olfactive, cellules bipolaires de la rétine, cellules bipolaires des ganglions du nerf acoustique.

Il n'est donc pas sans intérêt de faire observer que, chez les Gastéropodes, la cellule nerveuse des centres sus et sous-œsophagiens revêt d'emblée le type unipolaire. Chez les Arthropodes, elles ne passent pas davantage par le stade bipolaire, comme cela ressort des recherches embryologiques de Viallanes. Les filaments qui forment la substance ponctuée des trames médullaires apparaissent toujours en dedans de l'agglomération des cellules chromatiques adjacentes, c'est-à-dire exclusivement à l'un des pôles de la cellule. Celle-ci est donc primitivement monopolaire. (Viallanes, *loc. cit.*, 6e mémoire, p. 438.)

(2) Van Gehuchten. *Le système nerveux de l'homme*, p. 137, 1893.

complexe. Mais, en dehors du perfectionnement physiologique, nous pensons qu'il faut tenir compte aussi, pour expliquer la forme des cellules étoilées, de la position qu'elles occupent par rapport à la substance ponctuée. On ne comprend pas que des cellules placées autour des ganglions, en dehors de la substance blanche, et orientées de telle sorte que le corps cellulaire soit à la périphérie et le prolongement en dedans, dans le sens du rayon, puissent revêtir le type multipolaire. Ce type ne peut se rencontrer que dans l'épaisseur même de la substance blanche, et c'est pour cela que les cellules bipolaires, en chapeau de gendarme, toujours situées dans la profondeur, quoique en dehors des fibrilles, semblent être des formes intermédiaires.

Cependant, des cellules multipolaires ont été décrites par différents auteurs chez les Gastéropodes (Nansen, F. Bernard). Indépendamment du prolongement principal, les cellules posséderaient encore une foule d'autres prolongements très grêles, se ramifiant à l'infini, de façon à constituer un réseau très fin autour de ces cellules. « En réalité, dit M. Bernard, plusieurs travaux approfondis, et en particulier ceux de Nansen, ont montré que toutes les cellules ont un grand nombre de prolongements, et qu'on ne pouvait pas négliger ceux qui sont plus réduits et semblent de moindre importance (1). »

En examinant quelques-unes des figures de Nansen (2) relatives à cette sorte d'éléments à prolongements multiples, on est en droit de se demander si les pièces qui ont servi à l'étude de ces cellules ne présentaient pas déjà un commencement d'altération cadavérique, à moins qu'elles n'aient été l'objet d'une manipulation intempestive ayant disloqué le réseau fibrillaire du corps protoplasmique en un chevelu plus ou moins épais.

Pour notre part, nous avons obtenu bien souvent des aspects analogues pouvant prêter à l'illusion, soit en traitant des pièces du système nerveux prises sur des animaux ne donnant plus aucun signe de vie après l'immersion, soit en faisant des colorations sur lame, sur des tissus déshydratés, au moyen de solutions aqueuses, sans prévenir, par des solutions intermédiaires, l'action

---

(1) F. Bernard. *Loc. cit.*, p. 144.
(2) F. Nansen. *Loc. cit.*, Pl. III, et suivantes.

violente des réactifs. Mais, dans les préparations parfaites au point de vue de la fixation et de la coloration obtenues avec les mêmes matériaux, jamais nous n'avons pu constater l'existence de cellules à prolongements multiples, ni rencontrer une seule fois la forme stellaire si caractéristique des centres nerveux des Vertébrés.

Vulpian (1) avait déjà insisté, dès 1866, sur cette particularité : « J'ai examiné, dit-il, un grand nombre de préparations de cellules des ganglions de l'Escargot, soit avant, soit après dilacération de tranches minces incisées dans un sens ou dans un autre. J'ai vu un nombre considérable de cellules unipolaires, et je n'ai jamais réussi à voir clairement, indubitablement, une seule cellule multipolaire. Or, pourquoi l'un des pôles aurait-il ainsi toujours seul résisté aux manœuvres de la préparation? D'ailleurs, dans certaines conditions, après macération dans l'alcool, par exemple, les prolongements sont certainement bien plus résistants qu'on ne se l'imagine, et cependant, même alors, je n'ai pas trouvé de cellules multipolaires. Même les cellules devenues polyédriques par pression réciproque ne présentaient qu'un seul pôle. Il en était de même des cellules cylindriques, coniques ou pyriformes, dont l'extrémité atténuée se continuait directement avec le prolongement polaire. Je n'ai pas vu non plus de prolongements polaires se ramifier. »

Si Vulpian n'a pas vu des cellules se diviser ou se ramifier, cela tient à l'imperfection de ses procédés de recherche. La division se voit surtout bien sur les cellules géantes, mais celles-ci sont relativement en petit nombre, et elles peuvent passer inaperçues dans des coupes non sériées. Pour les cellules moyennes ou petites, la division se fait ordinairement dans la substance ponctuée, et dans les dissociations, le prolongement est coupé en deçà de cette division.

e. Il n'existe aucune différence appréciable entre les fibrilles constitutives des prolongements nerveux. Cette identité de structure entre le prolongement d'origine et les prolongements latéraux, qui renferment les mêmes fibrilles composantes que celles qui forment le prolongement d'origine, permet, par analogie,

---

(1) Vulpian. *Physiologie du système nerveux*, p. 753, 1866

de mettre en relief les rapports exacts existant entre les prolongements protoplasmiques et le prolongement cylindraxil dans le type cellulaire de Deiters. D'après la conception de Deiters, il existe, comme on sait, une différence fondamentale entre les deux catégories de prolongements, au point que cet anatomiste les considérait même comme formés de substances différentes, les dendrites apparaissant comme du protoplasma cellulaire étalé, et le prolongement principal comme un produit issu de la cellule, mais distinct d'elle. Les deux sortes de prolongements étaient donc nettement opposées. En ne considérant que les cellules de forme stellaire ou pyramidale, cette conception peut paraître vraie, mais l'étude de la cellule nerveuse des Invertébrés, dans laquelle tous les prolongements se présentent avec une netteté frappante comme des productions protoplasmiques similaires qui tôt ou tard ont une extrémité ramifiée, doit forcément lui porter atteinte. Il n'y a pas lieu d'établir de différence anatomique essentielle entre le prolongement de Deiters et les prolongements protoplasmiques. Le prolongement de Deiters est lui-même un prolongement protoplasmique. Et de fait, ce prolongement n'est pas indivis. Il se ramifie à la périphérie et durant son trajet il émet des branches collatérales.

Le Dr K. Schaffer (1) a cherché à prouver récemment qu'il existe une différence morphologique entre le cylindre-axe et les prolongements protoplasmiques en se basant sur ce fait que l'on constate la présence de grains pigmentaires sur le corps cellulaire, tout autour du noyau, et dans les prolongements dendritiques, alors qu'il n'en existe pas dans le prolongement fonctionnel. Or, qu'advient-il lorsque le ou les prolongements fonctionnels se constituent aux dépens des prolongements protoplasmiques, comme l'admettent Ramon y Cajal, Kölliker, etc?

La structure est donc fondamentalement la même pour toutes les cellules, qu'elles soient unipolaires, bipolaires ou multipolaires. Les fibrilles constituantes sont de même nature dans le protoplasma et dans les prolongements cellulaires; les cylindrodendrites sont comparables aux cytodendrites; seule, l'orien-

---

(1) Dr K. Schaffer. Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Axencylinders im Verhältnisse zu den protoplasmatischen Fortsätzen bei Nissl's Färbung. *Neurologisches centralblatt*, nº 24, 1993.

tation fibrillaire est variable pour chaque espèce de cellules : cellules pyriformes, cellules à deux pôles et cellules stellaires ou pyramidales.

Cette identification de structure permet de supposer, en outre, que tous les prolongements ont le même rôle. Il y a donc lieu d'abandonner la théorie de Golgi, d'après laquelle les dendrites seraient des organes de nutrition chargés d'apporter à la cellule les sucs nécessaires à son existence, tandis que le prolongement cylindraxil serait seul doué d'une fonction nerveuse. Les dendrites sont aussi des conducteurs nerveux, et s'ils sont des agents de nutrition, ce ne peut être absolument qu'en augmentant la surface d'absorption de la cellule à laquelle ils appartiennent. La théorie de Golgi, admise par Nansen, Martinotti, Sala, K. Schaffer, n'a pas de raison d'être, puisque les cylindraxes, ainsi que nous le disons plus haut, peuvent prendre leur origine, en dehors du corps cellulaire, sur des prolongements protoplasmiques.

Les considérations qui précèdent montrent également que toute classification basée sur la nature et le nombre des prolongements nerveux, comme celle qui a été proposée par A. Schäfer (p. 58), ne peut avoir qu'une valeur très relative.

Van Gehuchten a insisté pour établir une distinction entre les prolongements protoplasmiques et le prolongement cylindraxil en se basant sur le sens suivant sur lequel ils conduisent l'ébranlement nerveux. Dans les premiers la conduction est *cellulipète*, tandis que dans le second la conduction est *cellulifuge*.

L'identité de structure des différents prolongements nerveux montre que cette distinction ne peut avoir rien d'absolu. Les cellules symétriques unipolaires *c s* que l'on observe dans le lobe cérébro-pédieux chez *Helix*, Pl. III, fig. 45-49; chez *Arion*, fig. 57-59, etc., se divisent en deux prolongements : l'un se dirige dans la commissure transverse sus-œsophagienne vers le lobe opposé, l'autre se ramifie dans le lobe correspondant. Faut-il admettre que ce dernier est cellulipète et l'autre cellulifuge? L'ébranlement nerveux ne pourrait-il pas également se propager en sens inverse? Et si l'excitation portait directement sur le corps cellulaire lui-même, ne se transmettrait-elle pas aussi bien dans les deux prolongements qui sont la continuation du même protoplasme? Le sens suivant lequel se fait la

conduction nerveuse ne tient pas à la nature des prolongements qui sont fondamentalement identiques; elle est sous la dépendance de la situation de la cellule et de ses connexions périphériques (muscles, peau, etc).

La théorie du *contact utile* entre éléments nerveux, ou, suivant l'expression de Ramon y Cajal, l'*articulation* entre neurones superposés, a conduit le savant de Louvain (1) à formuler, en outre, les conclusions suivantes au sujet des fonctions spéciales des trois parties constitutives d'un élément nerveux (prolongement cylindraxil, prolongements protoplasmiques et corps cellulaire :

« Tout *prolongement cylindraxil* possède la conduction cellulifuge.

« Il ne reçoit *jamais* l'ébranlement nerveux ni des prolongements protoplasmiques, ni des ramifications cylindraxiles avec lesquels il arrive en contact. Il ne le reçoit pas non plus du corps cellulaire de neurones voisins. L'ébranlement nerveux lui arrive toujours de sa cellule d'origine. Il ne transmet *jamais* cet ébranlement aux ramifications cylindraxiles avec lesquelles il s'enchevêtre, mais il le *communique toujours* soit aux prolongements protoplasmiques et au corps cellulaire d'autres éléments nerveux, soit aux éléments étrangers avec lesquels il vient en contact.

» Tout *prolongement protoplasmique* jouit de la conduction cellulipète. Il ne reçoit jamais l'ébranlement nerveux ni de la cellule dont il provient, ni des prolongements protoplasmiques qu'il rencontre sur son trajet, ni du corps cellulaire d'un élément voisin. L'ébranlement lui est exclusivement communiqué, soit par des excitations externes, soit par des ramifications cylindraxiles. Il ne transmet jamais l'ébranlement reçu, soit à d'autres prolongements protoplasmatiques, soit à des ramifications cylindraxiles. Il a pour unique fonction de le transmettre à sa cellule d'origine.

Le *corps cellulaire* d'un élément nerveux est le véritable centre d'action...., etc. »

Une telle théorie ne peut recevoir d'application chez les

---

(1) Van Gehuchten. *Le système nerveux de l'homme*, p. 156-157, Lierre, 1893.

Gastéropodes. Au contraire, il y a lieu de penser que, en raison même de sa structure, le neurone doit pouvoir être influencé dans tous les points de son étendue par une excitation quelconque. Les cylindraxes centrifuges constituant le faisceau pyramidal *F p d*, fig. 2, de même que ceux qui forment les prolongements nerveux directs *P d* des nerfs *b r* et *g*. fig. 3, s'enlacent comme pour multiplier leurs contacts et pour se mettre en harmonie d'action. Peut-on admettre avec une telle disposition qu'un de ces cylindre-axes soit influencé sans que les cylindre-axes voisins ne subissent aussi par contact l'ébranlement nerveux? Il existe dans le cerveau un entrecroisement curieux entre certaines fibres des nerfs du grand et du petit tentacule. (Pl. II, fig. 30-31). Ces fibres forment deux faisceaux centrifuges parfaitement délimités *f a, n l m*. Ces faisceaux sont simplement juxtaposés. Cette disposition cérébrale n'est-elle pas en rapport avec une synergie d'action des fibres nerveuses des tentacules supérieur et inférieur, qui sont deux organes sensoriels analogues? Or, si les deux faisceaux doivent s'influencer mutuellement, l'ébranlement nerveux perçu par l'un sera transmis directement aux fibres de l'autre, absolument comme une excitation que l'on produirait sur un point quelconque du trajet d'un nerf. En outre, si l'on considère un faisceau nerveux partant d'un des pôles d'un ganglion, on trouvera dans ce faisceau les fibres simples émanant des cellules de ce pôle et, en même temps, d'autres fibres sans collatérales émanant des cellules du pôle opposé. C'est ce qui a lieu, par exemple, pour le faisceau tentaculaire ascendant *fa*, fig. 30. C'est même là une réelle difficulté pour connaître la véritable constitution de certains faisceaux intra ganglionnaires. Or, cette disposition est telle qu'il n'est pas possible de ne pas admettre que si une excitation quelconque se propage dans un sens, elle ne se transmette pas également en sens inverse et directement, si elle est suffisamment intense, sur les neurones juxtaposés. Nous verrons aussi que les cellules sensorielles se disposent en grappe de manière à ce que les prolongements qui forment l'axe de la grappe soient en contact immédiat et en harmonie fonctionnelle.

Le contact utile dépend surtout, à notre avis, de l'intensité de l'excitation produite et de la qualité de l'élément nerveux qui la perçoit. Cette opinion semble corroborée par la détermination

des types cellulaires et des éléments à fonction fixe que nous décrirons plus loin. L'indépendance fonctionnelle entre les parties constitutives des cellules ganglionnaires, au point de vue de la transmission des vibrations, telle qu'elle est formulée par van Gehuchten, ne doit être considérée que comme une hypothèse permettant d'envisager sous une nouvelle forme la marche des phénomènes nerveux. Il est logique d'admettre, toutefois, que les prolongements protoplasmiques, quand ils existent, constituent principalement un *appareil de perception* et le prolongement centrifuge un *appareil d'application*.

f. Ces données sur l'uniformité de structure des différents prolongements cellulaires et du corps protoplasmique qui leur donne naissance, confirment l'idée que la cellule nerveuse est une unité indépendante, un neurone. Le protoplasma s'étend aux plus grandes distances pour constituer des prolongements d'association, la cellule devient rameuse et prend ainsi un aspect caractéristique. En regardant des cellules telles que celles qui sont représentées fig. I et Pl. V, fig. 106, *Cv*, *C' v'*, etc., dans lesquelles les divers prolongements sont si manifestement la continuation d'un seul et même protoplasme, on a de la peine à se rallier à l'opinion que vient de soutenir encore récemment G. Paladino (1), au sujet de la constitution pluricellulaire du cylindre-axe. Le cylindre-axe, dit cet auteur, est le résultat de la différenciation *in toto* d'un grand nombre de cellules. La fibre nerveuse doit être regardée comme un organe de structure complexe avec centres trophiques multiples plutôt que comme une partie appendiculaire des cellules nerveuses.

Nous n'insisterons pas sur les vues de Paladino qui paraîtront certainement hasardées à la plupart des histologistes. Mais nous devons nous demander, tout en admettant que la cellule nerveuse est un neurone, si cette cellule est aussi distincte et aussi isolée que la cellule primitive, indifférente, dont elle provient par transformation directe ou à la suite d'une reproduction par division.

Toutes les cellules qui envoient des prolongements directs

---

(1) G. Paladino. Continuation de la névroglie dans le squelette myélinique des fibres nerveuses et constitution pluricellulaire du cylindre-axe. *Archives Italiennes de Biologie*, XIX, p. 26, 1893

sans émettre des collatérales dans l'intérieur des ganglions comme la plupart de celles qui sont représentées en *Cv*, *c' v'*, fig. 3, ne paraissent contracter aucune union entre elles. Elles se terminent par une arborisation dans les organes, peau ou muscles, etc., et elles paraissent rester absolument indépendantes en tant que fusion de leur protoplasme avec celui des cellules adjacentes. En est-il de même pour toutes les cellules des ganglions nerveux et pour les fibres diverses qui les traversent ou se terminent dans la substance ponctuée? On trouve dans cette dernière de nombreuses ramifications très grêles qui se terminent par bout libre sans s'anastomoser avec les fibrilles voisines. La démonstration de ces pointes libres extrêmement fines a été obtenue principalement dans les ganglions viscéraux de l'Aplysie, grâce aux colorations intensives produites sur l'élément cylindraxil par l'hématoxyline cuivreuse. Il est bien certain qu'on ne peut pas savoir d'une manière absolue si toutes les fibres que l'on observe sont des terminaisons réelles; il faut naturellement tenir compte, quelle que soit l'épaisseur donnée aux coupes, des sections produites par le rasoir.

En employant de son côté l'excellente méthode à l'hématoxyline qu'il a découverte, Viallanes (1) remarque que si les fibrilles semblent se terminer par des pointes d'une finesse extrême, il existe aussi entre elles quelques rares anastomoses. Il est probable que cet observateur aura pris pour une anastomose une bifurcation de cylindre-axe. Malgré l'emploi de la méthode de Golgi, qui montre mieux que tout autre l'indépendance cellulaire, Masius (2) décrit également des anastomoses entre les fibres nerveuses. Pour pouvoir affirmer qu'il s'agit réellement dans ces cas d'une anastomose entre deux fibres et non d'une bifurcation de cylindre-axe, il aurait fallu suivre les branches d'union sur des coupes sériées jusqu'aux cellules d'origine. D'ailleurs, les figures données par ce dernier auteur ne sont guère démonstratives.

Bien souvent, en examinant des coupes pratiquées dans les différentes régions du système nerveux, on croit trouver des

---

(1) H. Viallanes. 6e Mémoire, *loc. cit.*, p. 422.

(2) J. Masius. Recherches histologiques sur le système nerveux central. *Archives de Biologie*, t. XII, 1892. Pl. VI.

cellules communiquant entre elles par leurs prolongements; mais en n'étudiant que des préparations irréprochables au point de vue technique, et en variant la mise au point, on finit par s'apercevoir dans l'immense majorité des cas, que cette union que l'on suppose exister, est le fait d'une illusion momentanée. Le prolongement d'une cellule que l'on croit être en communication directe avec une autre cellule, passe au-dessus ou au-dessous de celle-ci. On le retrouve dans les coupes suivantes, si elles sont fidèlement sériées.

L'union des cellules nerveuses entre elles, par l'intermédiaire direct de leurs prolongements, a été tour à tour affirmée et contestée. Walter (1), Waldeyer (2), Hans Schultze, Bellonci, Böhmig, Béla Haller, F. Bernard, Rawitz (3), ont décrit ou figuré cette union. Par contre, Buchholz, Solbrig, Nansen, Retzius, von Lenhossék se refusent à l'admettre (4).

L'union des cellules pourrait se faire suivant deux modes différents : 1° les fibrilles terminales des différents prolongements cellulaires sont unies entre elles de manière à former un réseau; 2° les cellules sont unies entre elles par des prolongements gros et simples, les *Verbindungsfortsätze* de Béla Haller. Ce dernier auteur admet les deux modes d'union. Le réseau existe bien en apparence dans certaines régions des centres nerveux, mais on ne sait pas s'il y a fusion du protoplasma des fibrilles ou simplement contact.

Quand on songe que les cellules nerveuses sont primitivement indépendantes et que les prolongements se forment aussi dans chaque cellule d'une façon indépendante comme l'a démontré His chez les Vertébrés, il est très difficile d'admettre que les fibrilles éparses viennent se joindre ainsi bout à bout pour former un réseau. N'y aura t-il pas dans ce réseau quelque pointe

(1) G. Walter. Mikroscopische studien ueber das Central-Nervensystem Wirbelloser Thiere. Bonn, 1863.

(2) Waldeyer. Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren. *Zeitschr. f. Rat. Med.* Bd., XX, 1863.

(3) Rawitz. Das Central-Nensystem der Acephalen. *Jenaische zeitschr. f naturwiss.*, Bd. 20, 1887.

(4) *Loc. cit.*, pour H. Schultze, Bellonci, Böhmig, Béla Haller, F. Bernard, Buchholz, Solbrig, Nansen, Retzius et von Lenhossék.

libre en trop qui n'aura pas pu s'aboucher avec d'autres fibrilles déjà anastomosées? Le nombre de fibrilles sera-t-il exactement calculé pour qu'il y ait, en fin de compte, un reticulum parfait?

La soudure des fibrilles se produisant après le développement de la cellule, à un moment où elles sont déjà différenciées, ne paraît pas soutenable. Pour que cette hypothèse fût vraisemblable, il faut admettre que les neuroblastes ne se séparent jamais complètement au moment de la division et qu'il reste entre eux un pont de substance destiné à les maintenir en relation durant leur évolution ultérieure.

L'existence d'un gros prolongement servant de trait d'union entre deux cellules se conçoit mieux dans ces conditions qu'une trame dissociée qui devrait être constituée, pour être parfaite, par un nombre de fibrilles égal pour toutes les cellules associées. On sait, en effet, que lors de la division, certaines cellules peuvent prendre la forme dite en bissac. On comprend que la division commencée puisse s'arrêter à cette phase et que le pont qui réunit les deux parties de la cellule en voie de division puisse atteindre sans se rompre une longueur notable. Le prolongement d'union ainsi constitué pourra présenter des dimensions relativement grandes et sera d'une observation facile, si les cellules unies sont assez rapprochées.

Ce prolongement ou *Verbindungforsatz* n'existerait pas seulement chez les Invertébrés. Béla Haller (1) signale son existence dans la moelle de *Orthagoriscus mola*. Il a été décrit et figuré tout récemment par Dogiel, dans les cellules de la couche ganglionnaire externe de la rétine des Vertébrés. Dogiel a employé, sur des rétines fraîches, la coloration au bleu de méthylène qu'il a pu fixer à l'aide d'une solution de picrate d'ammoniaque ou d'un mélange de cette dernière avec une solution d'acide osmique. La longueur et l'épaisseur du prolongement d'union seraient en rapport avec la distance des deux cellules unies. Si celles-ci sont éloignées, le prolongement offre des dimensions moindres et forme sur son trajet un certain nombre de nœuds. Il donne naissance sur son pourtour à des collatérales, mais il ne se bifurque pas au point de perdre son individualité. « Sonder

---

(1) Béla Haller. Ueber das Centralnervensystem, insbesondere über das Ruckenmark von *Orthagoriscus Mola*. *Morphologisches Jahrbuch*, 17, 1891.

es existirt auch ausserdem zwischen den von einander weiter entfernten zellen, und gleichermassen zwischen ihren dicken Protoplasmafortsätzen eine directe und unmittelbare Verbindung vermittelst der oben bezeichneten Fortsätze (1) »

Si les observations de Dogiel étaient exactes, l'hypothèse de Hensen (2), au sujet des terminaisons nerveuses, pourrait de nouveau reprendre un certain crédit. Cet auteur admet, en effet, que pendant le développement embryonnaire du système nerveux, une cellule appartenant à ce système subit une division incomplète; une des portions demeure dans les centres, tandis que l'autre reste liée à la périphérie. Entre ces deux portions munies chacune d'un noyau, il subsiste un filament de substance protoplasmique pour former la fibre nerveuse. Il faut avouer, toutefois, que cette théorie est en complet désaccord avec les données que l'on possède actuellement sur les terminaisons périphériques ou centrales.

Si nous entrons dans ces détails, au sujet de l'union directe des cellules, c'est que nous avons nous-même une préparation qui nous a longtemps laissé perplexe à ce sujet. Dans le premier ganglion commissural gauche chez *Zonites*, nous avons trouvé deux cellules réunies en haltère par un gros prolongement d'union. Ces deux cellules ont été représentées telles qu'elles apparaissent dans la coupe (Pl. V, fig. 105). La cellule qui est située à droite de la figure a été coupée par moitié par le rasoir. Nous n'avons pas cru devoir attacher une grande importance à cette union, qui ne fait pourtant pas de doute, si l'on examine toute la série des coupes qui précèdent ou suivent celle qui est représentée; nous avons été conduit à la considérer comme une exception ou même comme une monstruosité ; car, sur un nombre considérable de préparations, bien que notre attention fut appelée sur ce point, nous n'avons jamais pu retrouver une disposition semblable.

g. Dans les mailles du réticulum protoplasmique qui forme le corps de la cellule nerveuse, il existe des granulations pigmen-

---

(1) A.-S. Dogiel. Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. *Arch. für Anatomie und Physiol.*, p. 443.

(2) Hensen. Beobachtungen über die Befruchtung und Endwicklung, etc., *Zeitschrift für Anat. und Endwick.*, 1876, p. 372.

taires sur lesquelles on a émis des opinions différentes. Chez les Gastéropodes, Vignal (1) les a considérées comme des matières de réserve, bien qu'il soit difficile d'observer une différence histologique au point de vue du système nerveux chez les animaux étudiés à la fin de la belle saison et ceux qui sortent d'un long hivernage. Retzius a vu chez les Crustacés que ces granulations présentaient des différences suivant les cellules. Dans certains de ces éléments, on trouve les granulations plus denses, plus fines; dans d'autres, au contraire, elles sont plus hyalines, plus volumineuses, comme on peut le voir nettement avec la coloration méthylique. Mais, l'auteur ne se prononce pas sur leur signification.

Chez les Vertébrés, elles ont été considérées comme des excréta en rapport avec une diminution de l'activité physiologique (2). Schäfer (3) a émis une opinion contraire. L'auteur pensant qu'elles sont essentielles au bon fonctionnement de la cellule nerveuse s'exprime ainsi : « It seems to me that it is usually to be interpreted as a sign of activity rather than of decadence. For there is no doubt that in other organs the presence of pigment in cells is accompanied by marked protoplasmic activity, which may be both chemical and physical. I need only mention in this connection the hepatic cells, the pigment-cells in the skin of the frog and the hexagonal-cells which form the outermost layer of the retina of the eye. And it appears to me that the relative abundance of pigment in adult human nerve-cells as compared with nerve-cells of the child and the lower animals is rather and indication of functional activity than the reverse. »

Bien que nos observations ne soient pas très complètes à ce sujet, nous pensons que les granulations pigmentaires, chez les Gastéropodes, correspondent à un état chimique spécial en rapport avec l'activité physiologique des centres. Le pigment est variable suivant les animaux, mais paraît constant pour chacun d'eux.

---

(1) Vignal. Recherches sur le système nerveux des Invertébrés. *Arch. de zool. exp.*. 1883.

(2) Gaskell, W. H. On the relation, &c, together with a theory of the origin of the Nervous System of Vertebrata, *Journal of physiology*, vol. X, 1889, p. 206.

(3) Schäfer. *Brain*, London, 1893.

k. Le noyau des cellules ganglionnaires est de forme arrondie ou elliptique. Il est remarquable par ses dimensions énormes qui s'expriment, dans certaines cellules de grande taille, par des centièmes de millimètre. La cellule géante *Cv*, fig. 1, des ganglions viscéraux d'*Helix aspersa* dont le diamètre transversal est de 220 μ, a un noyau qui mesure à lui seul 140 μ. Les cellules voisines des mêmes ganglions *Cm* ont 72 μ dans le même sens et le noyau parfaitement arrondi mesure 45 μ. Dans les ganglions pédieux du même animal, nous trouvons sur la coupe dessinée, Pl. III, fig. 65, une cellule géante *Cv* et des cellules moyennes *Cm* qui sont sensiblement plus petites que celles du centre asymétrique, quoiqu'elles appartiennent au même type cellulaire et qu'elles soient prises dans les mêmes conditions, c'est-à-dire à la périphérie des ganglions. C'est ainsi que le corps cellulaire de la cellule géante *Cv* mesure 172 μ et le noyau 112 μ. Le corps cellulaire des cellules moyennes *Cm* mesure 48 μ et le noyau 28 μ. Nous faisons abstraction des cellules plus petites qui sont au voisinage de la substance ponctuée. Nous avons rencontré les cellules les plus volumineuses dans les ganglions viscéraux postérieurs du Lièvre de mer (*Aplysia leporina*). On y trouve des cellules ayant 500 μ environ avec un noyau de 320 μ; on les voit très facilement à l'œil nu, on pourrait presque les compter à la surface des ganglions lorsque ceux-ci ont été convenablement traités par les réactifs.

Les cellules de grande taille sont rarement comprises dans une seule coupe. Si elles sont mal entamées par le rasoir, elles échappent plus que les cellules moyennes et petites à toute mesure absolument précise. Toutefois, en relevant les mesures citées plus haut, il semble qu'il existe un rapport constant entre les dimensions du corps cellulaire et celles du noyau dans les diverses cellules considérées. Ce rapport serait de 1,50 environ.

Le noyau, entouré d'une membrane délicate qui lui forme un contour très net, est pauvre en chromatine relativement à ses dimensions. Celle-ci offre une disposition curieuse. Dans les coupes transversales du noyau (fig. 1, *Cv*), la substance chromatique se présente sous forme de petits grains colorés en noir intense par l'hématoxyline. Ces grains ont été décrits comme des nucléoles de forme arrondie. Böhmig en a compté jusqu'à 11 et Solbrig jusqu'à 13. « Die Zahl der Kerkörperchen ist oft sehr-

bed entend, ich habe deren bis 11, Solbrig sogar 13 gezählt (1).» Ce sont, en réalité, de longs bâtonnets très grêles formant une sorte de barillet plus ou moins régulier dans l'épaisseur de la substance achromatique granuleuse. La cellule *C' v'* (fig. 1), qui a été prise par la section dans un sens extrêmement favorable, montre trois de ces bâtonnets dans presque toute leur longueur. Ils occupent la surface du noyau qui a été à peine effleuré par la coupe. Cette disposition assez règulière des bâtonnets chromamatiques doit être considérée sans doute comme la trace d'une mitose ancienne que la croissance de la cellule n'a pas totalement dérangée. On sait qu'au moment où les cellules sortent d'une cinèse, la disposition de l'élément chromatique est régulière et typique, comme elle l'était dans toutes les phases de la division. Cette disposition se conserve, si cette cellule est destinée à subir bientôt une nouvelle division. Si, au contraire, la cellule retourne pour quelque temps au repos, des modifications peuvent survenir dans la disposition de la partie chromatique, par suite de son accroissement et de son activité nucléaire. Si les modifications sont légères, il est toujours possible de retrouver l'axe organique du noyau; lorsqu'elles sont profondes, l'axe organique peut disparaître totalement, au moins en apparence.

Bien que la substance chromatique du noyau soit peu abondante dans les cellules ganglionnaires des Gastéropodes, nous n'avons pu avoir encore de données précises sur l'orientation des bâtonnets qui la constituent. Il est possible que cette orientation soit soumise à une loi générale, en raison de la fixité de l'élément nerveux adulte, et qu'elle soit par conséquent identique dans les cellules de même espèce par rapport au noyau et à l'axe de figure ou axe de la cellule (2).

Il est important de faire remarquer que ce noyau diffère essentiellement sous le rapport de la chromatine de celui qu'on observe dans les cellules similaires des Arthropodes et des Vers et dans les cellules stellaires des Vertébrés. Dans ces dernières, peut-être par le fait d'une évolution plus parfaite ou par un

---

(1) Böhmig. *Loc. cit.*, p. 9.

(2) Voir A. van Gehuchten. L'axe organique du noyau. *La Cellule* T.V., 1889.

mode différent de nutrition et d'accroissement, la chromatine s'est condensée en un nucléole (1) distinct et bien défini.

Nous avons dit plus haut que le noyau ne prenait aucune part à la formation des prolongements cellulaires.

Telles sont les principales observations que nous suggère l'étude des cellules ganglionnaires ou cellules du Type I. Toutes ces cellules donnent naissance à un prolongement long, soit directement, soit indirectement par division du tronc d'origine. On voit qu'elles correspondent, à ce point de vue, aux cellules à prolongement long des Vertébrés, avec cette différence que le corps cellulaire ne donne pas naissance à des dendrites. Les prolongements, quand ils existent, se forment aux dépens du tronc d'origine. Mais le tronc d'origine n'étant que la continuation du protoplasme, les cylindro-dendrites sont comparables aux cytodendrites, sauf en ce qui concerne l'orientation des fibrilles. Le prolongement cylindraxil, dans le type cellulaire de Deiters, est lui-même un prolongement protoplasmique; il peut se former aux dépens de ces derniers, en dehors du corps de la cellule, et ce n'est que fonctionnellement qu'il doit différer des autres prolongements nerveux dans la cellule définitivement constituée.

PETITES CELLULES A NOYAU SPHÉRIQUE — CELLULES CHROMATIQUES OU CELLULES DU TYPE II

Tandis que les cellules ganglionnaires ou cellules du type I se rencontrent dans l'écorce des ganglions viscéraux et pédieux, dans les ganglions du stomatogastrique, dans les masses ganglionnaires situées aux deux extrémités de la commissure sus-œsophagienne, ainsi que dans les masses qui entourent les connectifs du collier œsophagien à leur entrée dans le cerveau, les petites cellules du type II ne se trouvent que dans la région antérieure du cerveau ou *Protocérébron* (genres *Helix, Arion*,

---

(1) Le mot nucléole est synonyme ici d'amas dense et arrondi. Le terme serait inexact dans le sens rigoureux que lui attribuent les cytologistes.

Zonites, Limax), et dans les organes affectés à la sensibilité, tels que les ganglions terminaux des nerfs du grand et du petit tentacule, ainsi que dans le ganglion du nerf labial externe ou *nerf gustatif*. Les premières sont en rapport avec un fouillis fibrillaire épais et irrégulier, les secondes avec une trame de substance ponctuée d'une finesse extrême et d'une homogénéité parfaite.

Viallanes a fait remarquer, à propos des Arthropodes, que les histologistes qui n'auraient jamais vu que des ganglions de la chaîne ventrale pourraient être déroutés par l'aspect microscopique spécial que présentent les régions optiques et olfactives du cerveau de ces animaux.

En ce qui concerne les Gastéropodes, nous pourrions faire la même remarque, bien que leur cerveau soit relativement peu compliqué.

En effet, quand on examine la région protocérébrale d'un Helix, par exemple, fig. 2 du texte et Pl. I et II, *Cg*, on remarque qu'il existe une agglomération serrée de petites cellules compa-

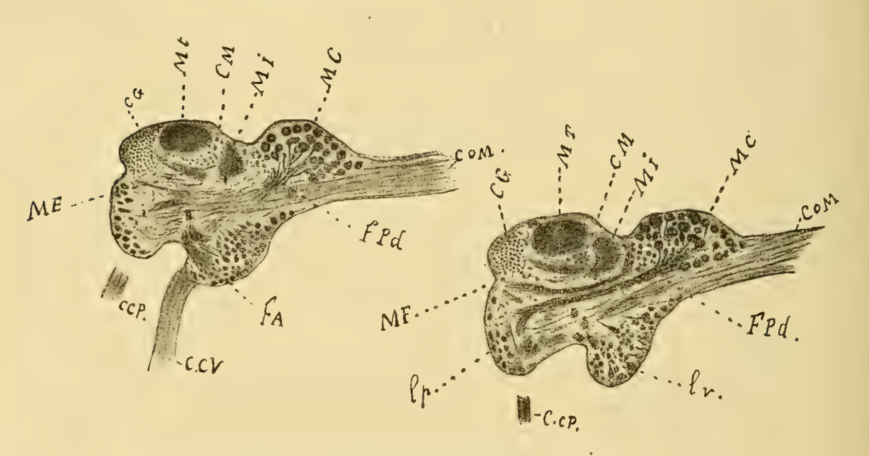


Fig. 2. — **Coupe oblique profonde pratiquée dans le cerveau d'*Helix aspersa*** Müller.

La coupe ne prend que le ganglion cérébroïde gauche. *Cg*, petites cellules du type II, dans la région protocérébrale ; *Mt*, masse de substance ponctuée, fine et homogène, ou masse médullaire terminale ; *Mi*, masse médullaire interne ; *Me*, masse médullaire externe ; *Mc*, masse ganglionnaire commissurale ; *Fpd*, faisceau pyramidal direct ; *Com*, commissure transverse sus-œsophagienne ; *Fa*, faisceau ascendant, antérieur du nerf olfactif ; *Lv*, lobe cérébro-viscéral ; *Ccv*, connectif cérébro-viscéral ; *Lp*, lobe cérébro-pédieux ; *Ccp*, connectif cérébro-pédieux.

rables aux cellules chromatiques des Arthropodes. Ces cellules sont libres du côté externe et contigües du côté interne avec les masses médullaires de la substance ponctuée protocérébrale *mt*, *me*, *mi*. Et, tandis que la substance ponctuée est entourée d'une écorce de cellules ganglionnaires dans les centres pédieux, viscéraux, etc.; les masses médullaires de la région protocérébrale ne sont recouvertes par aucune sorte de cellules; elles sont en contact direct avec le tissu névrilématique qui recouvre la surface du cerveau.

Les cellules qui forment cette agglomération remarquable se présentent comme des noyaux sphériques, parce que la couche protoplasmique qui les entoure est extrêmement mince. Ce sont les plus petites cellules que l'on rencontre dans le cerveau; elles offrent toutes des dimensions sensiblement égales.

Le protoplasma est en continuation au pôle interne de la cellule avec un prolongement d'une ténuité très grande qui vient se perdre dans la substance ponctuée adjacente. La cellule est donc unipolaire et pyriforme. Elle n'est sphérique qu'en apparence. L'aspect sphérique est dû au noyau qui seul est très visible avec les colorations ordinaires. La finesse du prolongement est en rapport avec la minceur de la couche protoplasmique qui lui donne naissance. Ce rapport est donc le même que celui qui existe pour les cellules ganglionnaires.

C'est en raison même de la finesse déjà très grande du prolongement d'origine qu'il est difficile de voir avec la plupart des colorants usités (carmin, hématoxyline, bleu de méthylène), l'arborisation terminale; celle-ci se confond avec les ramifications ultimes des prolongements identiques voisins, de manière à former une apparence de réticulum à mailles très étroites où l'on ne peut plus saisir ce qui appartient en propre à chaque cellule. C'est ici que la méthode de Golgi permet de constater que quelques cellules colorées, à l'exclusion des autres, forment un pinceau dans la trame ponctuée adjacente analogue à celui que produisent les cellules connues sous le nom de *grains* dans la couche granuleuse interne de la rétine des Vertébrés.

Les coupes ne nous ont pas permis de suivre toutes les branches terminales du pinceau. Nous dirons même qu'il nous est impossible de préciser d'une façon absolue le véritable mode de terminaison; mais cela ne nous empêche pas d'avoir la certi-

tude que le plus grand nombre de ces cellules se terminent dans les masses médullaires. Nous faisons exception pour un certain nombre de cellules qui se trouvent à la base de l'agglomération, en contact avec la région deuto-cérébrale; ces cellules, déjà un peu plus grandes, comme si elles devaient établir une transition avec les cellules de cette dernière région, donnent naissance à un prolongement commissural. Par ailleurs, les prolongements des autres cellules perdent leur individualité pour constituer les masses médullaires du Protocérébron.

Le noyau parfaitement rond se colore avec intensité par l'hématoxyline, le carmin et, en un mot, par tous les colorants de la chromatine. La membrane présente un double contour très net; la chromatine n'est pas condensée en un amas arrondi unique; elle apparaît dans l'intérieur du noyau sous forme de grains ou de petits fragments. Ceux-ci, au nombre de huit à dix chez *Helix aspersa*, sont parfaitement séparés les uns des autres. Ils tranchent par leur coloration intense sur le fond incolore de la substance achromatique. Leur disposition semble rappeler parfois l'aspect que présentent certaines petites cellules en voie de division. Ces noyaux mesurent 8 μ environ chez *Helix* et *Zonites;* ils sont plus petits chez *Arion* et *Limax;* chez ces derniers, ils n'ont guère plus de 6 μ, et sont peut-être un peu moins arrondis.

Les caractères de ces noyaux sont tels que nous avons cru pouvoir donner aux cellules qui les possèdent le nom de cellules chromatiques, de manière à les identifier avec les cellules de même nom des Arthropodes. Pour pouvoir faire ce rapprochement avec certitude, nous avons étudié, par comparaison, les cellules chromatiques dans le cerveau d'une libellule. Les noyaux mesuraient 5 μ dans la région optique; ils avaient une forme sphérique, et la chromatine, coupée en petits fragments, donnait lieu au même pointillé caractéristique que celui que l'on remarque dans les mêmes éléments chez *Helix*, *Zonites*, etc.

Les cellules chromatiques chez les Gastéropodes possèdent ainsi les mêmes caractères histologiques que celles des Arthropodes. Comme celles-ci, d'ailleurs, elles ne se trouvent qu'au niveau des régions purement sensorielles comme si elles devaient être adaptées aux mêmes nécessités physiologiques. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer, à un point de vue plus général,

que les cellules de la couche granuleuse interne de la rétine chez certains animaux, notamment chez la grenouille, présentent sensiblement les mêmes caractères (1).

Les cellules chromatiques peuvent être facilement confondues avec les noyaux de la névroglie. En dehors de la réduction extrême de leur protoplasme, elles sont tassées les unes contre les autres, au point que dans certaines coupes non orientées dans le sens des prololongements, elles se présentent comme des noyaux juxtaposés sans interposition du tissu névroglique. On arrive, toutefois, à distinguer les deux sortes d'éléments aux caractères suivants :

Les noyaux des cellules chromatiques sont sphériques, tandis que les noyaux de névroglie sont légèrement ovales et ont des dimensions moindres. L'hématoxyline cuivreuse de Viallanes, colore parfaitement le noyau des cellules chromatiques et ne communique qu'une teinte pâle aux noyaux névrogliques. Avec la fuchsine phéniquée de Ziehl (2), que nous avons employée par hasard, nous avons obtenu un résultat inverse : coloration rouge des noyaux névrogliques et teinte pâle des noyaux des cellules chromatiques.

Ainsi que nous l'avons dit, on retrouve les mêmes petites cellules sphériques au niveau des terminaisons sensorielles olfactives, tactiles, gustatives. Dans ces régions, elles sont également pauvres en protoplasma; elles ont les mêmes prolongements grêles, et elles sont en rapport avec une trame de substance ponctuée aussi fine que celle qui existe dans les masses médullaires du Protocérébron. Nous allons les examiner succinctement dans les ganglions terminaux du grand et du petit tentacule et dans celui que présente le nerf labial externe avant que ses branches ultimes pénètrent dans le pharynx

Lorsque les tentacules sont en extension, les ganglions terminaux des nerfs olfactifs paraissent à travers le tégument comme des masses blanches, opaques, de forme ovale; à ce niveau, l'œil apparaît comme un point noir légèrement rejeté du côté externe. Depuis Moquin-Tandon (3), à qui l'on doit les premières obser-

(1) C. Fromaget. *Contribution à l'étude de l'histologie de la rétine*. Bordeaux, 1892.

(2) Fuchsine, 1 gr., alcool, 10 gr., acide phénique, 5 gr., Eau, 100 gr.

(3) Ce naturaliste a constaté que : « si l'on enferme dans un sachet de toile,

vations prises à cet égard, on considère ces ganglions, malgré les opinions contradictoires qui se sont fait jour, comme les vrais organes de l'olfaction. Au point de vue de la structure proprement dite, Lespès arriva à démontrer le premier, à l'aide de la dissection seule, que ces ganglions auxquels se termine le nerf tentaculaire, donnent eux-mêmes naissance, du côté externe, à une houppe nerveuse traversant une couche de tissu granuleux pour se rendre dans la portion adjacente de la peau. Le travail de Lespès a été heureusement complété au point de vue histologique par les observations de Flemming (1), et celles toutes récentes de Retzius (2).

Il existe aussi, à l'extrémité du petit tentacule, un ganglion ovoïde qui n'a pas préoccupé, au même titre, les anatomistes. Il a pourtant été vu par Retzius, mais cet auteur n'en donne aucune description. Pour notre part, nous le trouvons de tout point comparable au ganglion terminal du gros tentacule. La coupe représentée Pl. V, fig. 103, suffit à montrer que l'analogie est complète. Le ganglion du tentacule inférieur se forme sur la branche externe du nerf labial médian (fig. 5 du texte). La trame de substance ponctuée qui forme la partie centrale (*mp*), n'est pas seulement produite par l'épanouissement des fibrilles du nerf correspondant, comme l'admettent certains auteurs, pour le ganglion olfactif; cela est inadmissible *a priori*, car la trame est

---

un très petit morceau de fromage ou une fraise, et qu'on présente le sachet à des Helix ou à des Arions, on voit ces animaux se diriger vers la matière nutritive, flairer le sachet, le toucher, le mouiller, le mordre, attirés certainement par l'odeur de la substance enveloppée. (Moquin-Tandon. *Histoire naturelle des Mollusques*, Paris, 1855, t. I, p. 121).

» Les mêmes résultats sont obtenus lorsqu'on masque celle-ci par un écran quelconque; mais si l'on ampute les tentacules et qu'on répète l'expérience après la cicatrisation de la plaie, l'approche des mêmes aliments laissera la limace insensible, et ce sera seulement quand on les mettra en contact avec la bouche qu'elle commencera à les attaquer. » J. Chatin. *Organes des sens*. Paris, 1880.

(1) W. Flemming. Die Haare tragende Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. *Archiv. f. mikroskop. Anatomie*. Bd., 5, 1869. — Untersuchungen über sinnesepithelien der Mollusken. *Ibid.*, Bd., 6, 1870. — Ueber organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. *Ibid.*, Bd., 23, 1884.

(2) G. Retzius. Das sensible Nervensystem der Mollusken. *Biologische untersuchungen*. Neue Folge, IV, 1892.

extrêmement serrée, et elle occupe un volume deux ou trois fois plus considérable que le tronc du nerf qui y aboutit.

Cette trame est sans doute parcourue par les fibrilles terminales du nerf sur lequel se greffe le ganglion, mais elle est surtout constituée par les prolongements fins des nombreuses cellules chromatiques *Cg* qui recouvrent toute la surface du ganglion et qui s'étalent du côté externe en traînées rayonnantes jusque sous l'épithélium cylindrique *ep*. Au-dessous de celui-ci, ces cellules forment une agglomération serrée (tissu granuleux de Lespès). Les prolongements qui en partent sont dirigés en dedans, comme l'a vu Retzius, pour les cellules du ganglion du gros tentacule; ces prolongements se disposent en faisceaux *fp*, formant l'axe d'autant de grappes cellulaires pyramidales, et se terminent dans la masse de substance ponctuée *mp*, qu'elles constituent en grande partie. Il est impossible de savoir, d'une manière absolue, tant la trame est serrée, quel est le véritable mode de terminaison de tous ces prolongements.

Ces cellules sont en général unipolaires. Retzius a été frappé lui-même de leur ressemblance avec les cellules de la couche granuleuse interne de la rétine des Vertébrés. Cet auteur a signalé, le premier, la présence de cellules bipolaires dans le ganglion olfactif. Ces cellules seraient situées à des distances variables de l'épithélium. Nous avons pu constater, à notre tour, sur le ganglion terminal inférieur, la présence de cellules bipolaires par l'emploi de la méthode de Golgi. Nous les avons représentées Pl. V, fig. 10. Dans nos préparations, les cellules étaient toujours déformées par l'imprégnation d'argent. Le précipité se forme parfois sur un prolongement qui passe au-dessous d'une cellule déjà imprégnée, et, si on n'y prête une grande attention, l'on peut décrire comme cellule bipolaire, une cellule qui est manifestement unipolaire.

Flemming a décrit, dans l'épaisseur même de l'épithélium qui recouvre l'extrémité du tentacule, de petits renflements qu'il considère comme des cellules sensorielles. L'épithélium, à ce niveau, se distingue nettement de l'épithélium cutané ordinaire par la présence de ces renflements et par la hauteur plus grande des cellules qui le constituent. Pour Retzius, ces renflements seraient constitués par les terminaisons périphériques des

cellules bipolaires. Nous avons étudié ces renflements dans l'épithélium terminal du grand et du petit tentacule (1).

Avec la méthode de Golgi, il est difficile d'apprécier exactement la nature de ces renflements. Au contraire, dans les colorations au picrocarmin ou a l'hématoxyline, on remarque que ces renflements offrent, avec la dernière netteté, la structure de noyaux cellulaires. Ces données concordent avec l'opinion de Flemming. Dans ce cas, il est logique d'admettre que le corps protoplasmique, qui correspond à ces noyaux intraépithéliaux, peut être directement influencé, sans l'intermédiaire d'aucun prolongement par une excitation venue du dehors. Il paraît en être de même d'ailleurs pour toutes les cellules unipolaires échelonnées le long des faisceaux rayonnants centripètes. La vibration transmise de dehors en dedans par ces faisceaux se répercute d'abord sur le corps cellulaire qui est la partie la plus externe de la cellule. Cette assertion n'a pas lieu de surprendre, puisque le protoplasme et les prolongements ne forment qu'une seule et même substance. La vibration arrive de toute façon jusqu'au sein de la substance ponctuée où elle doit être recueillie par les fibres terminales des cellules cérébrales. Nous démontrerons, en effet, que les fibres constituantes qui se rendent aux tentacules ont leur cellule d'origine dans le cerveau. Il ne paraît pas probable, dès lors, en se basant sur le diamètre du nerf qui renferme ces

---

(1) Ce n'est pas sans difficulté que l'on obtient de belles préparations des tentacules, car, il est impossible de les enlever sur un animal vivant sans qu'ils se rétractent, au moins en partie. Flemming conseille d'enlever le tentacule en extension par un coup de ciseau rapide donné près de la base; on ne doit pas s'inquiéter de l'invagination qui aura certainement lieu; on jette le tout dans de l'acide chromique dilué, ou dans du bichromate de potasse à 4 0/0; après quelque temps, le pédoncule s'étend. On peut alors durcir dans le bichromate l'acide osmique à 1 0/0 ou l'alcool. (Flemming; *Arch.*, *f. Mik. Anat.*, 1870, p. 441). A l'aide d'un fil de soie, Retzius fait un nœud coulant avec lequel il embrasse le tentacule en extension. Il serre brusquement. Il coupe ensuite le tentacule derrière le nœud et le plonge immédiatement dans un mélange de bichromate de potasse et d'osmium. (G. Retzius, *loc. cit.* IV, p. 17.

Nous pensons qu'on réussit plus sûrement encore à avoir des tentacules parfaitement étendus en les coupant brusquement sur des animaux submergés, mais encore vivants. On donne le coup de ciseau de manière à ce que le tentacule turgescent tombe directement dans la solution de bichromate de potasse ou de tout autre agent fixateur approprié.

fibres, diamètre qui est le même au voisinage du ganglion et à la sortie du cerveau, que des prolongements des cellules chromatiques ou bipolaires traversent la masse ponctuée cérébrale pour venir jusqu'au centre cérébroïde. En tout cas, les prolongements nerveux qui pourraient se rendre des ganglions tentaculaires au cerveau doivent être en fort petit nombre. Nous penchons à croire par conséquent que le centre du réflexe sensoriel se trouve dans les ganglions terminaux eux-mêmes. Il n'existe pas, d'ailleurs, dans le cerveau un deuto-cérébron ou région olfactive spéciale comparable à celle des Arthropodes. On peut donc concevoir que celle-ci soit reportée, chez les Gastéropodes, à l'extrémité des gros tentacules. Cette disposition, qui tient à un simple allongement des fibres nerveuses, ne doit pas étonner autrement que ce que l'on constate chez certains animaux à propos des yeux. Ceux-ci peuvent être sessiles ou pédonculés, sans que la structure fondamentale en soit essentiellement modifiée.

Mais, si nous plaçons le centre de l'olfaction dans les ganglions terminaux des gros tentacules, quel rôle physiologique attribuerons-mous aux ganglions terminaux des petits tentacules dont la structure histologique est à peu près identique? On constate, en même temps, qu'il existe entre le nerf olfactif proprement dit et le nerf labial médian (Pl. II, fig. 31, *fa, nlm*) des connexions cérébrales intimes qui semblent indiquer une certaine synergie fonctionnelle entre le tentacule supérieur et le tentacule inférieur. A vrai dire, nous n'avons aucune raison pour affirmer que le rôle physiologique de ce dernier est différent, sauf que l'épithélium sensoriel atteint des dimensions un peu moindres. Est-on en droit, pour cela, d'en faire des organes plus particulièrement affectés à la sensibilité tactile? Nous n'insisterons pas davantage sur toutes les suppositions que l'on pourrait faire à ce sujet en dehors de toute expérimentation physiologique.

Ainsi que le montrent les figures 6 et 7 du texte, le nerf labial externe (*Nle*) présente aussi un ganglion terminal d'où partent trois branches principales se rendant au plancher buccal. Au centre des ganglions se trouve une trame fine de substance ponctuée; sur le pourtour et le long des branches se trouvent des cellules chromatiques dont les prolongements sont dirigés de dehors en dedans. Retzius a signalé, en outre, l'existence de cellules bipolaires dans la cavité buccale des Limacides. Il n'a

pu suivre leur prolongement central. Tout porte à croire qu'il se termine dans le ganglion du nerf labial externe. S'il en est ainsi, nous trouvons une disposition analogue à celle que présentent les ganglions tentaculaires, avec cette différence, toutefois, que le renflement ou nerf ganglionnaire du nerf labial externe est beaucoup plus réduit et se trouve à une assez grande distance des cellules terminales du plancher buccal, qui doivent offrir, en conséquence, des prolongements relativement longs.

Cette structure doit nous faire supposer néanmoins que le nerf labial est affecté à la sensibilité. En outre, en se basant sur le siège des éléments qui entrent dans la constitution du ganglion terminal, on peut dire que cette sensibilité se rapporte au goût. Le nerf labial externe serait donc un nerf gustatif.

Ainsi s'adaptent à des rôles physiologiques divers des éléments morphologiquement identiques, par suite des connexions périphériques qu'ils contractent.

Le réflexe gustatif se produirait au centre du ganglion du nerf labial externe, dans lequel les prolongements des cellules sensorielles perdraient leur individualité.

D'après ce qui précède, on voit qu'on peut rapprocher les petites cellules que nous venons de passer en revue du type cellulaire de Golgi ou *cellules à prolongement court,* en faisant bien observer que les cellules typiques, au point de vue de l'exactitude de la comparaison, sont les cellules sensorielles ou spongioblastes de la rétine.

Ainsi, chez les Invertébrés comme chez les Vertébrés, il existe des cellules à prolongement long et des cellules à prolongement court. Cette distinction, basée sur la différence des prolongements nerveux, n'aurait peut-être pas une grande valeur, si les deux types cellulaires précédemment établis ne présentaient, par ailleurs, des caractères si distincts. Dans quel groupe placer, en effet, les cellules bipolaires que révèle la méthode de Golgi dans la vésicule auditive. (Fig. 5, p. 119)? Le prolongement de ces cellules part des ganglions pédieux et ne perd son individualité que dans la substance ponctuée cérébrale. Est-ce une cellule à prolongement long? Nous savons que chez certains Mollusques (Hétéropodes, Eolidiens), les capsules de l'otocyste ont des rapports immédiats avec les ganglions sus-œsophagiens. Les cellules de l'otocyste auront, dans ce cas, des prolongements

courts. Elles se rattachent donc au type II. Ce sont, d'ailleurs, des cellules petites, à noyau sphérique ou légèrement fusiforme, comparable histologiquement à celui des cellules chromatiques du cerveau ou du tentacule. Le protoplasma s'est étiré d'emblée aux deux pôles pour former un prolongement de perception très court, et un prolongement de transmission et d'application relativement long. Car, la substance ponctuée n'existe pas au voisinage de l'otocyste pour les cellules de l'otocyste. Elle est dans le cerveau.

Nous pourrions, d'ailleurs, faire la même remarque au sujet des éléments nerveux de l'œil chez les Pulmonés.

REMARQUES SUR LE VOLUME ET LA DIFFÉRENCIATION PHYSIOLOGIQUE DES CELLULES NERVEUSES

Quand on examine une série de coupes pratiquées dans les ganglions viscéraux ou pédieux chez les Gastéropodes pulmonés, tels que *Helix, Arion, Zonites, Limax,* on remarque que les cellules qui forment l'écorce des ganglions ou cellules ganglionnaires proprement dites, offrent des tailles très différentes; il y en a de grandes, de moyennes et de petites. Les différences de taille s'accusent de la périphérie au centre; les globes ganglionnaires les plus volumineux sont les plus périphériques; les globes ganglionnaires les plus petits sont les plus voisins du centre. Dans l'intervalle, et allant même jusqu'à la périphérie du ganglion, se trouvent les cellules moyennes. Cette même distinction peut se faire dans toute l'écorce du cerveau, à l'exception de la région protocérébrale où se trouvent, comme on sait, les cellules spéciales du type II ou cellules chromatiques, qui présentent toutes les mêmes dimensions.

La différence de taille entre les cellules ganglionnaires proprement dites n'est pas progressive. On ne passe pas par une transition insensible d'une cellule moyenne à une cellule grande. C'est ainsi que le globe protoplasmique de la grande cellule *Cv* des ganglions viscéraux d'*Helix aspersa* mesure 220 μ alors que les cellules moyennes voisines *Cm* qui sont très nombreuses mesurent 72 μ. La cellule *Cv*, Pl. III, fig. 65, des ganglions pédieux du même animal mesure 172 μ et les cellules moyennes

Cm à peine 48 μ. Enfin, la cellule *Cs*, Pl. I, fig. 14, prise dans le lobe cérébro-pédieux du même *Helix*, et en partie décapitée, mesure 132 μ. Les cellules qui l'entourent dans cette région mesurent les plus grandes 40 μ et les plus petites 20 μ. Il n'y a donc pas d'intermédiaire entre les cellules grandes et les cellules moyennes. Les premières qui sont les moins nombreuses et que l'on pourrait facilement compter méritent réellement le nom de cellules géantes.

En procédant de la sorte pour toutes les cellules du système nerveux, on arriverait à démontrer que leurs tailles ne sont pas extrêmement variables et qu'il n'y a en somme à distinguer sous le rapport du volume qu'un nombre relativement restreint de types cellulaires. Au point de vue fonctionnel, ces types doivent répondre sans doute à des excitations d'intensité ou de qualité déterminées pour chacun d'eux, et c'est probablement dans ce sens qu'il faut chercher chez les Gastéropodes l'explication du *contact utile* dont nous parlions plus haut à propos de la théorie de Van Gehuchten.

Pour les cellules d'un même type, on remarque que le volume diminue dans les différents centres. C'est ainsi que, chez le même animal, les cellules les plus volumineuses mesurent 220 μ dans les ganglions viséraux, 172 μ dans les ganglions pédieux et 132 μ dans le cerveau. Pour les cellules moyennes, en se rapportant aux chiffres cités plus haut, on observe la même progression.

Il y a là un fait qui semble surprendre au premier abord. On sait que les ganglions pédieux fournissent l'innervation à la puissante masse musculaire du pied; c'est dans ce centre qui est universellement considéré comme essentiellement moteur que l'on s'attendrait à trouver les éléments nerveux les plus volumineux, par analogie avec ce qui existe ailleurs. Chez l'homme en effet, le lobule paracentral et les deux circonvolutions rolandiques sont caractérisées par la présence des cellules pyramidales gigantesques de Betz. Ces cellules se rencontrent dans toutes les parties considérées comme centres moteurs, quelle que soit la différence morphologique des circonvolutions dans lesquelles on les trouve (Charcot). (1)

---

(1) Voir Richet. *Structure des circonvolutions cérébrales*. Paris, 1878, p. 24.

Si cette théorie était générale, c'est-à-dire si le volume de la cellule était directement en rapport avec la motricité, chez tous les animaux, on arriverait à cette conclusion inattendue que les ganglions viscéraux sont des centres moteurs supérieurs aux ganglions pédieux.

M. Pierret (1) a signalé, en outre, ce fait intéressant que la dimension des cellules nerveuses, dans les centres moteurs, est en rapport avec les distances que doivent parcourir les cylindre-axes centrifuges pour transmettre les incitations motrices.

Chez les Gastéropodes, au contraire, le volume de la cellule nerveuse paraît être en rapport, non pas précisément avec la distance que doivent parcourir les incitations perçues, mais avec l'étendue du territoire dans lequel l'innervation doit être produite par une même cellule. Plus un prolongement est épais, plus il est riche en faisceaux de fibrilles. Celles-ci pourront se séparer à différents niveaux, mais en raison même de leur nombre, elles se distribueront à plusieurs éléments musculaires distincts ou mettront en relation des régions séparées, sans que, pour une même fibre prise isolément, la longueur soit plus grande que celle d'un prolongement émanant d'une moyenne ou d'une petite cellule. Nous avons constaté plusieurs fois le passage des faisceaux fibrillaires d'une même cellule dans deux nerfs distincts. Nous avons fait cette constatation dans les ganglions viscéraux où les nerfs sont relativement peu nombreux. Mais comment démontrer, au préalable, que le volume de la cellule nerveuse n'est pas en rapport avec la longueur des cylindres-axes, du moins d'une manière exclusive?

L'observation des cellules nerveuses et des cylindres-axes dans les coupes successives ne peut pas permettre de résoudre facilement le problème, parce que, malgré l'excellence de la coloration, on risque de perdre les fibres à une certaine distance de la cellule d'origine ou de les confondre avec des cylindres-axes voisins.

Mais il existe certaines dispositions anatomiques dans lesquelles la démonstration est toute faite. Les ganglions viscéraux postérieurs de l'*Aplysie*, par exemple, sont portés vers la moitié

---

(1) Pierret. C. R. de l'Académie des sciences, 1878, I, p. 1423.

du corps par l'élongation des connectifs viscéraux. C'est dans ces ganglions que se trouvent les cellules les plus volumineuses de l'animal. Or, les cylindres-axes *Pd* des nerfs *br* et *g* (fig. 3 du texte) ont un trajet beaucoup moins long à parcourir que les cylindre-axes plus réduits des nerfs adjacents *r. r.* qui viennent du cerveau. Ce trajet est naturellement moins long aussi que celui des fibres motrices qui vont jusqu'à l'extrémité postérieure du corps et dont la cellule d'origine se trouve dans la région antérieure, au voisinage du cerveau, dans le centre pédieux proprement dit. Et cependant, ainsi que nous l'avons dit, les cellules pédieuses sont moins volumineuses que les cellules des ganglions viscéraux.

Nous ne connaissons pas encore toutes les conditions qui déterminent le volume de l'élément nerveux. Pourquoi les cellules ganglionnaires chez l'*Aplysie* sont-elles proportionnellement plus grandes que les cellules des mêmes ganglions chez *Helix* ou *Arion*? Et pourquoi les cellules des Gastéropodes sont-elles plus volumineuses que celles des Arthropodes. Il semble que la cellule nerveuse diminue progressivement de volume à mesure qu'on s'élève dans l'échelle zoologique. Ce fait n'avait point échappé à Vulpian. Cet illustre physiologiste s'exprime ainsi au sujet des fibres nerveuses dont le diamètre est en rapport, comme on sait, avec celui des cellules dont elles dépendent : « Plus on descend l'échelle animale, plus les éléments anatomiques augmentent de volume ; ils sont, sous ce rapport, en raison inverse du perfectionnement de l'organisme. Or, chez l'homme et chez les mammifères, les tubes nerveux ont de 12 à 15 mill. de millimètre de diamètre. Ils sont plus larges chez les reptiles et les Batraciens, et c'est chez les poissons qu'ils offrent le plus grand diamètre. Chez la Lamproie, par exemple, le diamètre des fibres nerveuses peut acquérir jusqu'à 3 centièmes de millimètre. »

Mais la diminution progressive du volume de l'élément nerveux chez un même animal dans les centres inférieurs et dans le cerveau n'est-elle pas également en relation avec un perfectionnement physiologique? Les cellules volumineuses, par le

---

(1) Vulpian. *Physiologie du système nerveux*, p. 56.

fait même de la distribution de leurs faisceaux fibrillaires à des niveaux différents, ne sont-elles pas destinées à recevoir des excitations multiples et variées? A ce point de vue, ce sont les cellules les moins spécialisées évidemment, et partant les moins parfaites. Les cellules de la région proto-cérébrale sont les plus petites. Il en est de même des cellules qui forment l'écorce des ganglions terminaux des tentacules. Celles-ci sont nettement en rapport avec la sensibilité spéciale; et, de ce fait, elles sont différenciées au point de vue fonctionnel. En raison de leur situation et de leur forme commune, elles paraissent devoir répondre à des vibrations de nature déterminée comme les cellules de la rétine. Chez les Articulés, les mêmes cellules ont pour siège exclusif les régions optique, olfactive et les corps pédonculés. Or, d'après Viallanes (1), le développement et la complication organique des corps pédonculés seraient chez les Insectes en relation évidente avec le perfectionnement même des facultés psychiques.

Il paraît donc bien certain que les petites cellules dans ces divers cas sont en relation avec une division du travail physiologique. On doit par conséquent les considérer comme des éléments de perfection et non comme les éléments les plus simples du système nerveux.

Ces données sont contradictoires avec l'hypothèse de Ramon y Cajal, d'après laquelle les fonctions psychiques seraient liées chez les Vertébrés à la présence des cellules pyramidales dont la supériorité serait due à la richesse des moyens d'association (collatérales des cylindre-axes et ramifications protoplasmiques) (2). A ce point de vue, on peut faire remarquer que la cellule de Purkinje du cervelet est plus ramifiée encore et nul

---

(1) H. Viallanes. *Loc. cit.* 6e mémoire, p. 43.

(2) Con algunas restricciones, puede afirmarse que las funciones psíquicas estan ligadas en la serie animal à la présencia de las células pyramidales (células psíquicas).... Puede, pues, estimarse como verosímil que la célula psíquica desempeña más amplia y útilmente su actividad cuanto mayor número de expansiones protoplasmáticas, somáticas y colaterales ofrece, y cuanto más copiosas, largas y ramificadas son las colaterales emergentes de su cylindro-eje.

Ramon y Cajal. *Nuevo concepto de la Histologìa de los centros nerviosos.* Barcelona, 1893, p. 38.

auteur n'a songé à lui attribuer un rôle psychique quelconque.

Il est bien entendu que, dans les considérations qui précèdent, nous nous plaçons exclusivement au point de vue de la division du travail physiologique, de la spécialisation de la cellule nerveuse et de la qualité de perception résultant de cette spécialisation. Il n'est pas douteux que celle-ci ne soit en rapport avec la complication organique de l'individu et n'entraîne une augmentation corrélative dans le nombre des éléments nerveux.

Mais si l'on envisage les cellules individuellement, avec leurs connexions actuelles, ne doit-on pas faire intervenir, à côté de la notion de qualité que nous avons établie, la notion de quantité, telle qu'elle découle du plus ou moins grand nombre des expansions protoplasmiques et des ramifications cylindraxiles? Sans doute, une cellule rameuse quelconque ne remplirait pas aussi bien le rôle physiologique auquel elle est destinée, si elle avait moins de prolongements que ceux qu'elle possède normalement. Une perte dans les connexions, c'est une diminution dans l'acte physiologique correspondant, s'il n'y a pas une nouvelle addition cellulaire. Aussi les comparaisons que l'on peut faire doivent porter sur les différents types de cellules que présentent les organismes.

FIXITÉ ET SYMÉTRIE DES ÉLÉMENTS NERVEUX

S'il est une question susceptible d'attirer l'attention des biologistes, c'est bien celle de la fixité et de la symétrie des éléments nerveux. Y a-t-il, à l'état adulte, un nombre fixe de cellules nerveuses, ou bien existe-t-il, comme pour d'autres tissus, des cellules de remplacement? Trouve-t-on les mêmes cellules aussi bien à droite qu'à gauche? Les trouve-t-on sur tous les animaux de la même espèce? Et s'il en est ainsi, faut-il les rechercher encore sur des espèces voisines et même sur des genres voisins?

Le système nerveux des Gastéropodes se prête merveilleusement à l'étude de ces problèmes.

Qu'on prenne une série quelconque de coupes pratiquées dans le cerveau d'*Helix aspersa, pisana* ou *pomatia,* on peut dire d'avance qu'on trouvera une cellule spéciale, différente de ses voisines, sur la partie interne de la masse protocérébrale, à l'origine du nerf péritentaculaire interne gauche, et une autre cellule de même forme, de mêmes dimensions et occupant exactement la même place, au voisinage du nerf péritentaculaire droit. Ces cellules mesurent 80 μ environ. Les cellules les plus proches n'ont pas plus de 20 μ. (Pl I, fig. 19 et 20 *cs*).

Les coupes 19 et 20 sont orientées de telle façon qu'on ne voit pas nettement les vrais rapports de la cellule *cs* avec les faisceaux du nerf péritentaculaire interne *Npi.* Le prolongement de cette cellule se dirige de haut en bas vers le lobe viscéral en suivant les faisceaux du nerf péritentaculaire interne; les fibres de ce dernier se dirigent, au contraire, de bas en haut. La disposition est telle que l'influx nerveux doit se propager dans deux directions opposées sur des fibres juxtaposées. Cette cellule mérite le nom de *satellite* du nerf péritentaculaire interne.

Il existe encore une cellule plus caractéristique que la précédente, à cause de sa taille gigantesque, dans le lobe cérébro-pédieux. C'est la cellule *cs*. (Pl. I, fig. 14), dont nous avons déjà parlé à propos du volume des cellules chez *Helix aspersa.* Nous savons que cette cellule mesure 132 μ, alors que les cellules voisines mesurent, les plus grandes 40 μ et les autres 20 μ.

Les coupes pratiquées dans le cerveau d'*Helix pisana*, que nous avons représentées Pl. III, fig. 45-49 sont particulièrement démonstratives au point de vue de la symétrie et de la fixité de ces cellules géantes. Dans la coupe 45 qui est un peu oblique, on voit que la cellule *Cs* est prise à gauche presque en totalité. Le corps cellulaire fait une énorme saillie; le prolongement d'origine paraît bifurqué, mais on ne suit pas les deux branches de bifurcation qui ont été coupées par le rasoir. A droite, la même cellule *Cs* a été un peu entamée, mais on la retrouve à gauche sur les coupes 46 et 47. Les coupes 48 et 49 appartiennent à une autre série. Elles sont plus transversales que les précédentes; aussi ne voit-on pas la masse protocérébrale. Les cellules *Cs* sont coupées inégalement à droite et à gauche, mais leur situation

est la même, malgré que l'aspect des coupes soit un peu différent à cause de la direction légèrement oblique de la lame tranchante. Ces cellules se trouvent toujours à portée du nerf labial interne *Nli*. Elles ont des caractères tellement tranchés par rapport à toutes les autres cellules du lobe pédieux qu'elles peuvent frapper l'œil le moins exercé. S'il y avait dans la même région plusieurs cellules pareilles, on pourrait se tromper à la rigueur. Mais il n'y en a qu'une dans chaque lobe possédant cette taille énorme de 120 μ environ avec un prolongement épais dont on finit par voir presque toujours la bifurcation, même avec un grossissement faible.

Ce qui est vraiment curieux, c'est que les cellules que nous avons signalées comme fixes et symétriques chez *Helix* se retrouvent avec quelques différences de taille chez *Arion rufus, Zonites algirus* et *Limax maximus*. Chez *Arion*, la cellule qui avoisine le nerf péritentaculaire interne mesure 108 μ Pl. III, fig. 62 *Cs*. Les cellules géantes symétriques du lobe cérébro-pédieux sont dessinées Pl. III fig. 57, 58 et 59, ainsi que sur la Pl IV, fig. 71 et 72, *Cs*. Ces dernières appartiennent à une série différente. Toutes ces cellules atteignent des dimensions énormes. Elles mesurent environ 192 μ. Les mêmes cellules apparaissent avec une netteté parfaite chez *Zonites* au point de vue de la symétrie. La fig. 74, pl. IV, *Cs*, montre les deux cellules satellites du nerf péritentaculaire interne. Le corps cellulaire n'est coupé qu'en partie. Ces cellules mesurent 92 μ. La fig. 87, pl. 5, *Cs*, montre les deux cellules symétriques du lobe cérébro-pédieux. Celle-ci mesurent 148 μ. Chez *Limax*, nous n'avons figuré ces cellules que d'un seul côté. On les voit pl. V, fig. 95 et fig. 98, *Cs*. Bien que le cerveau de ces animaux soit relativement petit, la cellule qui accompagne le nerf péritentaculaire mesure 90 μ et la cellule géante du lobe cérébro-pédieux 148 μ.

Dans toutes ces mesures, on a envisagé surtout le diamètre transversal. On voit que ces cellules atteignent les plus faibles dimensions chez *Helix*, les plus grandes chez *Arion*. Elles ont une taille intermédiaire et à peu près égale chez *Zonites* et *Limax*. Nous savons, d'autre part, que les noyaux chromatiques de la région protocérébrale sont relativement petits chez *Arion* et *Limax*.

Toutes les mesures que nous venons de donner n'ont peut être

qu'une valeur relative. Elles doivent être exactes en ce qui concerne les différents genres. Mais il eût été prématuré de les donner à propos des espèces du genre *Helix*, avant de savoir si le volume de la cellule ne varie pas sur le même individu avec l'âge et la taille qu'il peut avoir.

Ces cellules *Cs* ne sont pas les seules qui soient fixes et symétriques. Mais nous les avons choisies de préférence, parce que la démonstration de la fixité et de la symétrie des éléments nerveux est extrêmement facile avec ces cellules qui, tout en étant rares, sont les plus grosses du cerveau. On peut leur attribuer la signification de véritables organes adaptés à une fonction fixe; car, elles sont aussi constantes que le cerveau lui-même.

Cette symétrie, qui va jusqu'à la cellule elle même, symétrie presque aussi frappante que celle que présentent les deux premières cellules de segmentation de l'œuf, est d'autant plus intéressante à constater chez les Gastéropodes, que leur cerveau a toujours été considéré comme asymétrique, à cause de la sortie du nerf pénial à droite.

Quoique nous retrouvions les mêmes cellules typiques sur un *Helix* quelconque, pris au hasard, ou même sur un *Arion*, nous ne pouvons pas dire pour cela que tous les *Helix* ou tous les *Arion* ont dans le cerveau le même nombre de cellules. Nous prouvons simplement qu'il existe chez tous des dispositions anatomiques fondamentales semblables, comme celles qui sont représentées par les cellules symétriques citées plus haut. Nous prouvons, en outre, que ces dispositions sont permanentes. Du fait qu'on trouve les mêmes cellules sur tous ces animaux à l'état adulte, il faut en conclure que ces cellules sont définitivement fixées pour toute la vie du cerveau et qu'elles ne se remplacent pas.

S'il y avait substitution, ces cellules pourraient manquer dans certaines séries et à leur place on pourrait retrouver des éléments jeunes. C'est ce qui n'arrive jamais. Il ne faut donc pas compter sur une suppléance physiologique, pour certaines cellules nerveuses tout au moins; si ces cellules meurent avant l'individu pour une cause quelconque, le réflexe auquel elles sont adaptées semble devoir être définitivement aboli pour toute la vie de l'animal. Mais, si l'une des cellules est seule lésée, il est possible que la suppléance puisse s'exercer, à cause des con-

nexions bilatérales, par la cellule symétrique restée intacte, et cela, avec d'autant plus de sûreté naturellement, qu'elle sera plus jeune.

La présence des mêmes cellules chez des animaux aussi différents qu'*Helix, Arion, Zonites et Limax*, semble impliquer que le plan d'organisation du cerveau est d'une uniformité presque invraisemblable d'un type à l'autre.

Les études de Topographie cérébrale doivent donc fournir des données de premier ordre pour apprécier les véritables affinités des groupes zoologiques. Il existe toutefois, comme nous le montrerons plus tard, des modifications de structure dans le cerveau des types considérés. Ces modifications concernent essentiellement la région proto-cérébrale que nous croyons être d'acquisition relativement récente dans la *phylogénèse du type Gastéropode.*

Malgré l'extraordinaire ressemblance que présentent les cellules fixes et symétriques que nous avons étudiées chez les Pulmonés, on ne peut pas admettre qu'elles fonctionnent chez ces divers animaux avec le même degré de perfection. En dehors des qualités héréditaires, il faut probablement tenir compte des phénomènes chimiques de nutrition qui doivent jouer un rôle important pour diminuer la résistance des *conducteurs nerveux* ou pour favoriser l'*activité du centre de perception.* En traitant simultanément, avec les mêmes réactifs et en se plaçant à tous les points de vue dans les mêmes conditions, des cerveaux d'*Helix,* d'*Arion*, etc, on trouve des différences de coloration telles que, dès la première coupe, on peut savoir, sans étiquette, quel est le cerveau que l'on débite. Le milieu intérieur dans lequel baigne la cellule nerveuse est différent pour chaque genre. C'est peut-être sous l'influence de la nutrition accélérée par l'exercice que s'établissent progressivement les distinctions que l'on constate chez certains animaux au point de vue fonctionnel. Le microscope permettra toujours de reconnaître des différences de volume entre deux cellules symétriques, mais les modifications intrinsèques passeront probablement inaperçues. (1)

---

(1) Il sera intéressant d'étudier comparativement chez l'homme, au point de vue de la symétrie cellulaire, les pieds des troisièmes circonvolutions frontales droite et gauche qui sont physiologiquement différenciés.

Si ces données sur la symétrie et la fixité des cellules nerveuses peuvent être généralisées, comme nous le croyons, à des animaux plus élevés en organisation, il ne faudra pas considérer seulement le volume ou la forme apparente du cerveau pour apprécier d'une manière absolument exacte la supériorité de tel ou tel individu, il faudra encore pénétrer dans l'intérieur de l'organe et voir comment se comporte l'élément cellulaire.

NÉVROGLIE

Les cellules nerveuses, ainsi que nous l'avons dit plus haut, sont dépourvues de membrane d'enveloppe. Elles sont en rapport direct avec le tissu de la névroglie.

La névroglie se présente sous l'aspect d'un fin tissu homogène dans lequel sont parsemés de petits noyaux ovales. Elle s'infiltre dans l'intervalle des cellules de l'écorce des ganglions et dans la trame fibrillaire centrale dont elle forme le substratum. Elle forme comme une sorte de gaîne autour du corps protoplasmique des neurones et se continue ensuite tout le long du prolongement d'origine et de ses branches dans l'intérieur des nerfs. Les noyaux de la névroglie sont quelquefois tellement appliqués sur le corps de la cellule nerveuse qu'ils paraissent être logés dans une dépression de celui-ci. Dans toutes les préparations à l'hématoxyline, le tissu névroglique reste parfaitement incolore. Les noyaux seuls prennent une teinte plus ou moins accentuée. Nous avons vu que l'hématoxyline cuivreuse de Viallanes qui leur communique une teinte pâle et la fuchsine de Ziehl qui leur communique, au contraire, une vive teinte rouge permettent de les différencier des cellules chromatiques avec lesquelles on pourrait les confondre, malgré que la taille et la forme de celles-ci soient un peu différentes.

La névroglie ne forme jamais une gaîne parfaite autour des cylindre-axes, comme celle qui a été signalée par Retzius (1), chez certains crustacés. Ce savant décrit chez *Palœmon* la struc-

(1) G. Retzius, *loc cit.*, I, p. 49.

ture suivante qui rappelle les traits fondamentaux des tubes nerveux des Vertébrés : « Les faisceaux nerveux de *Palœmon*, dit-il, tant les faisceaux commissuraux que les faisceaux périphériques, sont pourvus d'une gaîne de myéline (*myelindscheide*) qui possède sur la face interne, à des distances régulières, des noyaux. Cette gaîne accompagne les faisceaux presque jusqu'à leur ramification terminale et est pourvue, à des niveaux déterminés, d'étranglements qui se comportent vis-à-vis des réactifs (nitrate d'argent, bleu de méthylène et picrate d'ammoniaque) comme les étranglements de Ranvier dans les faisceaux nerveux des Vertébrés. Entre chaque paire d'étranglement, par conséquent dans chaque segment, existe un noyau sur la face interne de la gaîne. Chez l'*Écrevisse*, le *Homard*, etc... les faisceaux nerveux n'ont pas de myéline et pas d'étranglement. Les noyaux sont situés sur la face externe de la gaîne ». Il est curieux de constater de telles différences entre les fibres nerveuses de *Palæmon* et celles des genres voisins. Dans ses nombreuses recherches sur les Arthropodes, Viallanes n'a jamais pu constater l'individualisation de la névroglie autour des prolongements nerveux.

Les rapports de la névroglie avec les neurones d'une part et avec le tissu conjonctif environnant d'autre part ont été interprétés diversement. Dans son mémoire sur l'histologie comparée du système nerveux, Nansen admet, comme nous l'avons vu, que le spongioplasma ou substance fibrillaire proprement dite n'est, en somme, qu'un squelette de névroglie. Dans un travail postérieur (1), l'auteur, revenant sur le même sujet, a un peu modifié son opinion, mais elle n'en est pas moins très originale.

D'après Nansen, on voit à la périphérie des cellules ganglionnaires du homard un réseau de filaments de spongiaplasme. Ces filaments ont l'aspect d'éléments provenant de l'enveloppe névroglique, tellement ils sont en union intime avec cette dernière. Si ces filaments sont une formation névroglique, on se trouve en présence d'une substance hétérogène pénétrant dans le protoplasma des cellules ganglionnaires. « Wenn diese Fasern und dieses oft sehr complicirte Netzwerk wirklich ein Gebilde

---

(1) F. Nansen. Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. *Anat. Anzeiger*, 1888.

der Neurogliascheiden sein sollten, so haben wir also hier ein fremdes Gewebe oder Substanz, die in das Protoplasma der Ganglienzellen eingedrungen sein wurde (1) ».

Le professeur E. Rohde (2), de Breslau, ayant étudié récemment les rapports de la névroglie et des cellules nerveuses chez les Hirudinées et chez l'Aplysie, arrive à des conclusions absolument identiques à celles de Nansen. Cet auteur admet aussi la pénétration du tissu de névroglie dans le corps même de la cellule nerveuse, de telle sorte que ce que nous appelons le protoplasme de la cellule nerveuse est, en réalité, un mélange de protoplasme et de névroglie, et il ajoute que les cellules nerveuses doivent être à peine admises comme une entité morphologique et, à plus forte raison, comme une entité physiologique. Comme on le voit, c'est presque nier l'existence de la cellule nerveuse.

Nous avons déjà expliqué, en démontrant qu'il n'existe pas de cellules multipolaires chez les Gastéropodes, à quoi étaient dus ces filaments qui forment un réseau fibrillaire très fin sur le pourtour du corps protoplasmique et qui se confondent intimement, quand ils existent, avec le tissu de soutien. C est que, dans ces cas, le corps protoplasmique est disloqué et les fibrilles s'éparpillent dans la névroglie sous l'influence des réactifs. On peut créer ces divers aspects de toutes pièces, mais ils n'existent pas réellement. On peut reconnaître d'autant plus facilement ce qui appartient au protoplasme et à la névroglie que, dans les diverses préparations à l'hématoxyline suivant les méthodes indiquées, les filaments protoplasmiques prennent une coloration noire ou bleue intense, tandis que les filaments névrogliques restent incolores. Il n'y a donc, à notre avis, que des rapports de contact entre la névroglie et les éléments nerveux.

Malgré les assertions de Nansen et de Saint-Remy, le tissu névroglique ne nous paraît pas non plus présenter de lien avec le tissu conjonctif extra cérébral, du moins chez les Gastéropodes. Nous n'avons jamais constaté la pénétration du tissu conjonctif externe dans le cerveau. Il forme toujours une bordure de séparation tellement nette autour de ce dernier que nous

---

(1) Cité d'après Emil Rohde. Ganglienzelle und Neuroglia. *Archiv. f. Mikrosk. Anat.*, 1893, p. 423.

(2) Rhode. *Loc. cit.*

n'avons même pas songé à le figurer dans une quelconque de nos coupes. Si dans le cerveau des Gastéropodes, on trouvait de nombreux vaisseaux sanguins, comme on en voit, par exemple, dans le système nerveux central du Lombric terrestre, on pourrait peut-être saisir un lien entre la névroglie et le tissu conjonctif du reste du corps. Mais il n'en est rien. Aussi, nous sommes porté à croire que la névroglie se forme en même temps que la cellule nerveuse et doit être comparée sous ce rapport à la névroglie des Vertébrés.

2. — Origine directe des nerfs.

Ainsi que nous le faisions remarquer dans nos considérations historiques, on peut pratiquer à travers les centres nerveux des Gastéropodes un nombre considérable de coupes sans qu'il soit possible de saisir sur aucune d'elles la continuation directe entre les prolongements des cellules et les fibres constituantes des nerfs. Dans tous les cas, on ne voit cette continuation qu'exceptionnellement et l'on ignore ce que deviennent les prolongements cellulaires pour presque la totalité des cellules nerveuses. L'aspect général de telles coupes est représenté Pl. III, fig. 65. A la périphérie, disposées en plusieurs rangées, se trouvent des cellules ganglionnaires unipolaires dont le volume diminue insensiblement, comme il a été dit, de dehors en dedans. Leur orientation est telle que le corps de la cellule est toujours du côté externe, tandis que le prolongement se porte vers l'intérieur du ganglion. Au centre, se trouve la masse ponctuée ou substance blanche dans laquelle se perdent les prolongements des cellules unipolaires. Les nerfs paraissent sortir directement de cette substance fibrillaire centrale sans que l'on puisse voir, parmi le nombre infini de cellules qui se trouvent autour, un seul prolongement cellulaire pénétrer en droite ligne dans les nerfs.

Peut-on dire avec Retzius que cela tient à un vice de coloration? Mais avec les colorants carminés ordinaires qui sont bien inférieurs à l'hématoxyline pour suivre facilement les cylindre-axes, on saisit sans difficulté cette continuation chez les Vertébrés.

Il y a donc chez les Gastéropodes une disposition anatomique particulière qu'il faut mettre en relief.

Ayant pensé, au début de nos recherches, que la continuation directe entre les éléments nerveux était difficile à saisir dans les ganglions viscéraux ou pédieux des Gastéropodes pulmonés, parce que ces ganglions présentaient un haut degré de centralisation et qu'ils étaient d'autant plus compliqués qu'ils donnaient naissance à un plus grand nombre de nerfs, nous eûmes l'idée de faire porter nos investigations sur des ganglions dont la structure devait être, par contre, d'autant plus simple qu'ils seraient isolés et donneraient naissance à un petit nombre de nerfs.

Les ganglions viscéraux postérieurs de l'Aplysie (*Aplysia punctata*) présentaient ces conditions. Ils sont séparés des ganglions viscéraux antérieurs par des connectifs très longs et ne donnent naissance qu'à quelques nerfs. Ceux-ci ont été décrits par M. de Lacaze-Duthiers (1) et par M. Vayssière (2). Le ganglion gauche, fig. 3 du texte, donnne naissance à deux nerfs *r* et *g*. Ils sont placés côte à côte à la partie postérieure du ganglion. Le nerf *r* le plus externe contourne en avant et au-dessus les glandes annexes de la génération, produit un rameau qui vient se ramifier dans les téguments voisins de l'orifice génital, passe derrière la masse viscérale et va atteindre le rectum. C'est le nerf rectal. Le nerf *g* se dirige en arrière comme le précédent. C'est le nerf génital. Entre les nerfs *r* et *g*, M. Vayssière décrit un autre nerf que nous n'avons pas pu retrouver dans nos coupes.

Le ganglion droit donne naissance aux nerfs suivants : 1° deux petits nerfs *np*, *n'p'*, dont les fibres constituantes ont pour origine les cellules des ganglions viscéraux antérieurs. En effet, les petites cellules qui les entourent à leur sortie envoient leurs prolongements grêles en sens inverse du côté du cerveau ; 2° un troisième nerf grêle et court, qui n'est pas figuré dans ces coupes, prend naissance à la partie postérieure et interne du ganglion et vient se terminer aux abords de l'orifice génital

---

(1) H. de Lacaze-Duthiers. Système nerveux des Gastéropodes, type Aplysie, C. R. *Acad. des Sciences*, 1887, p. 978.

(2) Vayssière. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, t. II, 1884-1885, p. 54-55, Pl. 2, fig. 51.

commun. Il se constitue aux dépens des prolongements cellulaires du ganglion et reçoit aussi des fibres du ganglion opposé; 3° un gros nerf *br* prenant son origine en dehors du précédent sur

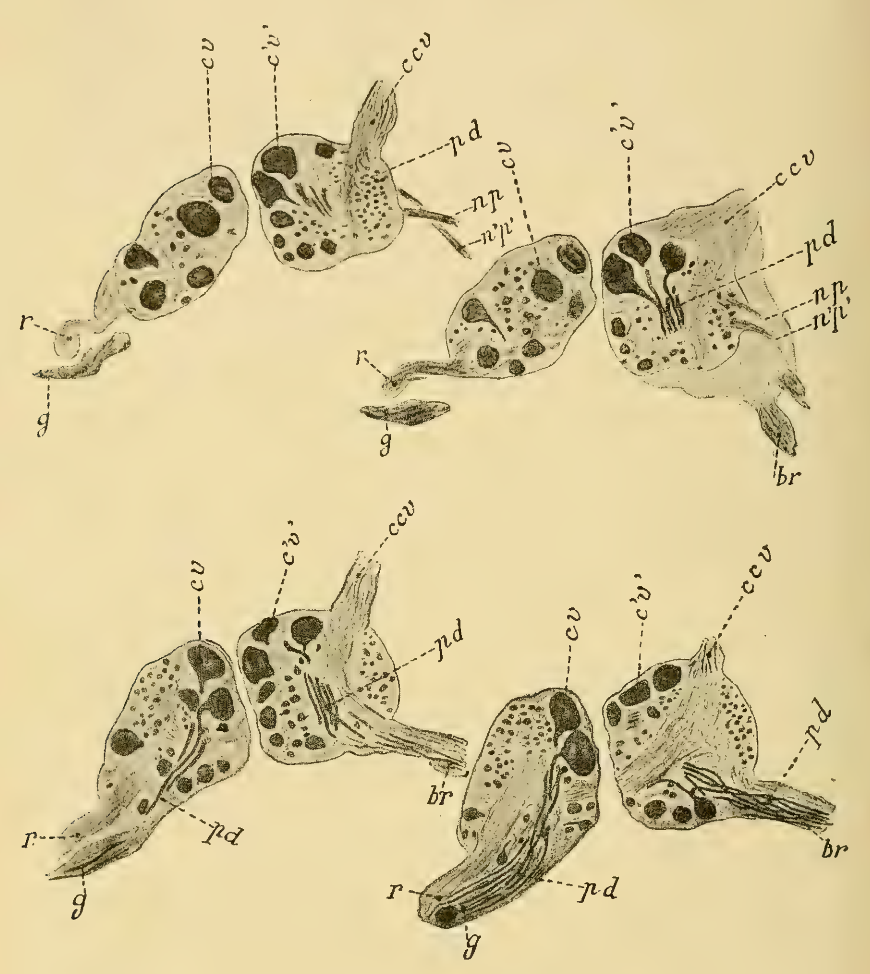


Fig. 3. — **Coupes sériées pratiquées à travers les ganglions viscéraux postérieurs de l'Aplysie** (***Aplysia punctata***).

Ccv, connectif cérébro-viscéral; *Cv*, cellules volumineuses envoyant leurs prolongements *pd* dans le nerf *g; C' v'*, cellules de même ordre, envoyant leurs prolongements *pd*, dans le nerf *br*. *Np, n' p'*, nerfs péricardiaques; *r*, nerf rectal constitué par des fibres nerveuses fines; *g*, nerf génital recevant directement les gros cylindre-axes des cellules *Cv; br.*, nerf branchial, présentant à l'origine une moitié interne à gros cylindre-axes comme le nerf *g* et une moitié externe à fibres nerveuses fines comme le nerf *r*.

la partie postéro-externe du ganglion. Les coupes montrent que ce nerf est en réalité double et comparable sous ce rapport aux deux nerfs *r* et *g*. La branche interne se rend à l'organe de Spengel. On lui donne le nom de nerf branchial.

Ces considérations anatomiques nous paraissent suffisantes pour montrer quelle est la distribution générale de ces nerfs.

Si l'on vient à pratiquer des coupes dans ces ganglions parallèlement au plan passant par les deux connectifs antérieurs et par les gros nerfs qui se détachent de la partie postérieure du ganglion, on obtient des figures absolument démonstratives au point de vue de l'origine directe des nerfs. Les coupes sériées de la fig. 3, montrent de la manière la plus évidente le passage des cylindre-axes cellulaires *pd* dans le nerf génital *g* à gauche et dans le nerf branchial *br* à droite. Les cylindre-axes décrivent une anse dans l'intérieur des ganglions avant de pénétrer dans les nerfs. Aussi faut-il les suivre en général sur plusieurs coupes successives. Lorsque l'orientation des coupes n'est pas parfaite, il est indispensable de pouvoir reconnaître les cylindre-axes, lors même qu'ils seront séparés de la cellule d'origine. On arrive à ce résultat, en faisant une coloration massive et intense, soit avec l'hématoxyline bichromatée, soit avec l'hématoxyline cuivreuse. C'est avec cette dernière que nous avons obtenu les coupes de la fig. 3.

Si l'on examine les ganglions viscéraux de certaines Aplysies de grande taille (*Aplysia leporina*), on retrouve la même continuité des cylindre-axes, mais elle est plus difficile à mettre en évidence. Les anses sont plus grandes, on les prend difficilement dans le sens de leur longueur; il faut suivre alors, sur plusieurs coupes, les crochets que forment les prolongements nerveux. Comme le ganglion a une structure peu compliquée, on finit ainsi par rejoindre la cellule d'origine qui avait été décapitée.

L'étude de telles coupes montre, en outre, que les prolongements nerveux, très volumineux à l'origine, ne tardent pas à se bifurquer dès leur entrée dans les nerfs correspondants. Dans leur trajet, ils diminuent encore de volume par la dissociation des fibrilles constituantes. Les fibrilles fines que l'on trouve à côté des gros cylindre-axes peuvent faire supposer dès lors que leur cellule d'origine est loin. De fait, il en est souvent ainsi. Les fibrilles constituantes du nerf rectal *r*, qui offrent un petit

diamètre par rapport aux fibres adjacentes du nerf génital *g*, proviennent en grande partie des ganglions viscéraux antérieurs. La provenance est encore la même pour les fibrilles fines des nerfs péricardiaques. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que le volume des prolongements est en rapport à l'origine avec le volume de la cellule elle-même.

Cette étude des ganglions viscéraux postérieurs de l'Aplysie a été très instructive pour nous, en nous montrant que les cylindre-axes, au lieu de suivre un trajet rectiligne, formaient des anses avant d'entrer dans les nerfs. Aussi, dans les coupes ultérieures que nous avons pratiquées dans des ganglions centralisés, tels que les centres sous ou sus-œsophagiens des Gastéropodes pulmonés, nous nous sommes attaché à découvrir ces anses, en variant l'orientation avec chaque nerf, pour ainsi dire, et nous avons fini par trouver dans presque tous les cas la cellule d'origine des cylindre-axes centrifuges.

C'est ainsi que dans le cerveau d'*Helix*, *Arion*, *Zonites*, etc., dont l'organisation est relativement complexe, nous avons pu découvrir des anses très remarquables. Telles sont principalement :

1° L'anse formée par la masse ganglionnaire commissurale. Fig. 2, p. 84, et pl. II, fig. 33, *mc*. Les cylindre-axes de ces cellules forment un énorme faisceau qui présente une première courbure au voisinage de la commissure transverse sus-œsophagienne et une seconde courbure, dans le lobe cérébro-pédieux, avant de faire partie constituante des fibres du connectif. Dans la première courbure qui est très naturelle, les cylindre-axes sont divergents en ce sens que réunis en un faisceau étroit dans l'épaisseur de la substance blanche centrale, ils doivent forcément s'écarter pour pouvoir rejoindre leurs cellules respectives qui occupent, en raison même de leur volume, une surface relativement grande à la périphérie des ganglions. Dans la seconde, les cylindre-axes devenus parallèles forment un angle droit et se dirigent ensuite longitudinalement vers les centres moteurs du pied. Ce faisceau est assez nettement caractérisé pour qu'on puisse lui donner le nom de *faisceau pyramidal direct*.

2° L'anse formée par les cellules de l'écorce postérieure du cerveau qui envoient leurs cylindre-axes dans le ganglion cérébroïde du côté opposé sous la forme d'un *faisceau pyramidal*

croisé. Ce faisceau est moins important, au point de vue du nombre des éléments cellulaires, que le faisceau pyramidal direct. Dans toutes les coupes longitudinales pratiquées suivant l'axe du corps, telles que celles qui sont représentées, pl. II, fig. 34-40, il pourrait passer inaperçu, si l'on n'était prévenu de l'existence des courbes que forment les prolongements cellulaires. Dans la fig. 34, on voit le faisceau qui commence à gauche, *fpc*. Le faisceau est séparé de ses cellules fig. 35, mais les fibres sont encore prises sur une certaine distance suivant leur longueur, *fpc*. Les fig. 36 et 37 montrent le même faisceau coupé transversalement. Dans la fig. 38, on voit que le crochet est fini et que les fibres *fpc* se dirigent transversalement vers la commissure pour aller se jeter dans le ganglion opposé. La fig. 38 montre la constitution du même faisceau à droite. On le suit, de la même manière que le précédent, sur les fig. 39 et 40. Les fibres du faisceau droit deviennent également transversales et se dirigent vers le ganglion symétrique en se croisant avec les fibres du faisceau gauche.

3° Les anses antérieures et postérieures que forment les faisceaux ascendants centrifuges des nerfs tentaculaires. Pl. II, fig. 25-26, et pl. III, fig. 83, *fa, fp*.

4° Nous citerons enfin les anses transversales et perpendiculaires aux précédentes qui se rendent dans les nerfs labiaux médians dont la branche externe constitue le nerf du petit tentacule. Pl. II, fig. 26, 27, 30, 31. *Fts, fti, nlm.*

Tous ces faisceaux plus ou moins courbes ont leurs cellules originelles dans le lobe cérébro-viscéral.

Si nous avions fait simplement des coupes dans les trois directions faciale, transversale et sagittale, sans chercher à orienter le microtome dans la direction soupçonnée de ces anses, celles-ci auraient pu passer bien souvent inaperçues; la cellule d'origine nous aurait échappé, et force eût été de décrire une origine incomplète pour certains nerfs, tels que les nerfs tentaculaires et labiaux-médians, comme l'a fait Böhmig.

Ce n'est que tout à fait exceptionnellement que l'on rencontre des cylindre-axes rectilignes, tel que celui qui est dessiné, par exemple, pl. III, fig. 65, *Cv*.

Chez les Arthropodes, Retzius et Viallanes mentionnent le trajet périphérique des prolongements fonctionnels, mais il ne

nous renseignent pas sur la manière dont ils traversent les ganglions. P. Cerfontaine (1) a figuré, chez le Lombric terrestre, deux cellules dont les cylindre-axes forment de véritables cercles. Malheureusement les cellules de P. Cerfontaine paraissent invraisemblables, surtout chez le Lombric; elles n'ont pas été dessinées d'après nature.

Ainsi, le trajet des cylindre-axes chez les Gastéropodes est loin d'être simple. Cela n'empêche pas de pouvoir deviner, dans bien des cas, le parcours du cylindre-axe d'une cellule dont on connaît la situation dans le ganglion. Il y a une *loi de position* des neurones, mais nous n'avons pas des données suffisantes pour pouvoir l'exprimer.

L'origine directe des nerfs peut être masquée par la névroglie, par les collatérales et les terminales des cylindre-axes, mais nous savons aussi que, chez les Gastéropodes, beaucoup de faisceaux paraissent n'émettre aucun rameau accessoire en traversant les ganglions. Dans ces cas, c'est bien à cause de la formation des anses qu'on ne peut plus saisir la continuité de ces faisceaux avec leurs cellules et avec les nerfs qu'ils vont constituer. Cette continuation est d'autant plus difficile à mettre en évidence que ces anses sont plus nombreuses et de directions plus variables, comme c'est le cas pour les ganglions compliqués et pourvus de nerfs nombreux.

Aussi nous pensons que c'est en grande partie l'existence de ces anses qui a donné lieu à toutes les contradictions dont nous avons parlé plus haut. Telle est, en même temps pour nous, l'*inconnue* qu'il fallait déterminer.

3. — Terminaison des fibres centripètes.

L'étude des ganglions viscéraux et pédieux nous a montré que les cellules de ces centres étant morphologiquement identiques, il n'y avait pas lieu de leur attribuer une fonction différente et de distinguer des cellules motrices et sensitives, malgré les diffé-

---

(1) P. Cerfontaine. *Loc. cit.*

rences de taille observées. D'un autre côté, la détermination des connexions périphériques de ces éléments pouvait laisser place à quelques incertitudes. Dès lors, pour résoudre la question de la terminaison des fibres centripètes, nous avons pensé qu'il fallait aborder l'étude des nerfs de la sensibilité spéciale. Le nerf optique et le nerf tentaculaire sont en connexion trop intime pour qu'on pût choisir l'un ou l'autre. En outre, le nerf tentaculaire présente dans sa constitution deux faisceaux ascendants centrifuges dépendant du lobe cérébro-viscéral, comme si le véritable centre de l'olfaction, au lieu de se trouver dans le cerveau comme chez les Arthropodes, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, était en réalité reporté à l'extrémité des tentacules. Nous avons d'ailleurs vu que les prolongements centraux des cellules chromatiques tentaculaires avaient leur terminaison dans le ganglion olfactif lui-même et n'arrivaient pas jusqu'au cerveau.

Le nerf de l'otocyste s'est montré favorable pour cette étude. Il reste isolé au milieu des connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral et il pénètre dans la profondeur de l'écorce cérébrale sans se mettre en relation avec d'autres nerfs.

La fig. 4 obtenue chez *Arion* reproduit une coupe du nerf de l'otocyste dont l'orientation est particulièrement heureuse. Le nerf, réduit à quelques cylindre-axes, est coupé dans presque toute sa longueur. On voit qu'il se termine à la partie postérieure du cerveau, entre le lobe pédieux et le lobe viscéral, un peu en arrière de la masse protocérébrale.

Au moment de pénétrer dans la sustance ponctuée sous-jacente à l'écorce ganglionnaire cérébrale, les cylindre-axes qui constituent le nerf auditif se bifurquent en Y et ne paraissent pas émettre d'autres branches. Cette terminaison en fourche a été également figurée chez *Helix*. Pl. I, fig. 22, *z* et pl. II, fig. 23, *ty*.

Von Lenhossék (1) a déjà montré que, chez le Lombric, les fibres centripètes sensitives qui ont leur origine dans les cellules nerveuses du tégument, offrent une terminaison centrale en Y simple, sans présenter de collatérales.

Si les cylindre-axes du nerf de l'otocyste ne donnent que peu

---

(1) Von Lenhossék. *Loc. cit.*

de fibrilles, nous savons, par ailleurs, que les gros prolongements des cellules ganglionnaires en émettent un grand nombre. Il en est de même pour les fibres centripètes des grosses cellules du

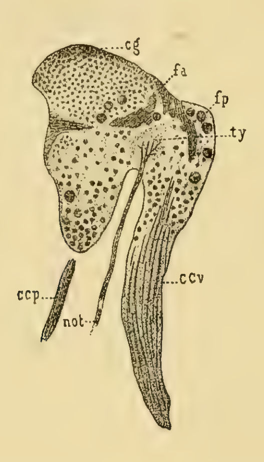


Fig. 4. — Coupe oblique superficielle pratiquée dans la région postéro-externe du cerveau d'*Arion rufus*. L.

Cg, petites cellules sphériques de la région proto-cérébrale ou cellules du type II; *Fa,* faisceau antérieur du nerf olfactif; *Fp,* faisceau postérieur du même nerf; *Ty,* terminaison en Y du nerf de l'otocyste; elle a été légèrement accentuée par le graveur; *Not,* nerf de l'otocyste; *Ccv,* connectif cérébro-viscéral; *Ccp,* connectif cérébro-pédieux à peine effleuré par la coupe.

stomatogastrique qui présentent plusieurs bifurcations terminales dans le cerveau, dans le voisinage d'une masse de substance ponctuée, *me*, que nous désignerons sous le nom de masse médullaire externe. (Pl. II, fig. 32, *rs*).

Il importe de faire ressortir que les cylindre-axes du nerf de l'otocyste ne se mettent en relation avec aucune cellule du cerveau. Elles ne paraissent pas contracter non plus d'anastomose avec les fibres émanant de ces cellules. De telle sorte que le réflexe classique dans lequel on admet qu'une fibre centripète aboutit à une cellule sensitive qui entre à son tour en relation avec une cellule motrice pourvue d'un cylindre-axe centrifuge est inexact. La cellule sensitive doit être supprimée dans cette situation ; elle est à l'origine de la fibre centripète, à la

périphérie, par conséquent, et non à sa terminaison. Le réflexe, dans ces conditions, n'en est que plus parfait, parce que toute excitation portée par les fibres centripètes pourra se transmettre en même temps, par le fait même des bifurcations, à un plus grand nombre d'éléments. Cette transmission ne pourra avoir lieu par continuité, puisque nous reconnaissons l'indépendance des cellules nerveuses, mais par contact.

Que savons-nous sur la cellule qui fournit la fibre centripète auditive? Les travaux de Leydig, de Lacaze-Duthiers et de tous ceux en général qui ont étudié l'otocyste n'ont pas cherché à préciser les relations entre les fibres nerveuses et les cellules de la vésicule. Dans nos nombreux essais sur les centres sous-œsophagiens avec la méthode de Golgi, nous avons fini par réussir une préparation où l'on voit nettement les cellules nerveuses qui donnent naissance aux cylindre-axes du nerf auditif. Fig. 5. Ce

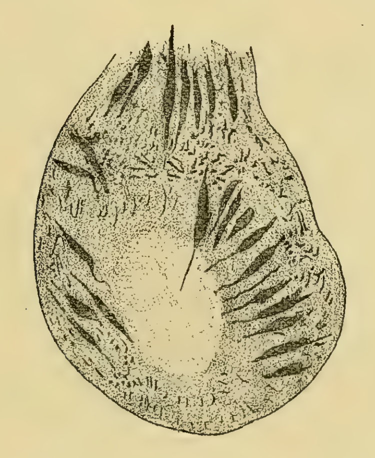


Fig. 5. — **Coupe de l'otocyste dans la direction du nerf.** Méthode de Golgi. Chambre claire, *oc. I, obj.* 1/16. Immersion à l'huile, Verick.

sont de petites cellules bipolaires. Le prolongement périphérique de quelques-unes d'entre elles semble contourner sur une certaine distance la vésicule. Le prolongement central qui se dirige de la cavité de l'otocyste est relativement court.

Telles sont les cellules que nous avons trouvées en relation avec les fibres du nerf auditif. On voit qu'on peut les rapprocher

entièrement des cellules bipolaires décrites par Retzius (1), Kölliker (2) et van Gehuchten, (3), dans les ganglions de Scarpa et de Corti chez les Vertébrés. Ce rapprochement nous paraît être du plus haut intérêt au point de vue de la morphologie de la cellule nerveuse sensitive aux divers degrés de l'échelle zoologique.

4. — Substance ponctuée.

D'après ce que nous avons dit des éléments nerveux et de leurs connexions, la substance ponctuée de Leydig est, en réalité, une trame fibrillaire nerveuse ayant pour substratum le tissu de névroglie. Il faut entendre par trame, non pas un réseau de fibres unies entre elles, mais un entrecroisement de fibres simplement contigües. Le terme de substance ponctuée n'a pas de raison d'être, puisqu'il s'agit d'une substance fibrillaire. Nous l'avons surtout employé pour la commodité du langage.

La trame fibrillaire épaisse des ganglions viscéraux ou pédieux est constituée par les prolongements des cellules ganglion naires. par les collatérales de ces prolongements, qnand ils en présentent, et par les terminales des cylindre-axes, quel que soit le siège de la cellule d'origine, qu'elle appartienne au même ganglion ou à des ganglions voisins. Les fibres restent toujours en dedans des globes ganglionnaires et ne viennent jamais se mettre à leur contact ou dans leur voisinage à la périphérie des ganglions, comme l'a figuré Retzius chez les Crustacés (4).

Les cellules des centres sous-œsophagiens étant grandes, moyennes et petites, les prolongements qui en émanent sont également de taille variable : grands, moyens et petits. D'un autre côté, les branches de division latérales ou terminales ont

---

(1) G. Retzius. Ueber das Gehörorgan der Wirbelthiere, 1884.

(2) Kölliker. Congrès des Anatomistes de Munich, 189...

(3) Van Gehuchten. Contributions à l'étude des ganglions cérébro-spinaux. *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXXIV, 1892; Id. Nouvelles recherches sur les ganglions cérébraux-spinaux. *La Cellule*, t. VIII, 2e fasc.

(4) G. Retzius, *loc. cit.* I. Taf. 5, *n*.

un diamètre moindre que le prolongement tronculaire pour une même cellule. Il en résulte que le fouillis fibrillaire produit par des éléments aussi dissemblables est extrêmement irrégulier.

Les trames fibrillaires des régions sensorielles ont, au contraire, frappé tous les observateurs qui ont étudié les centres nerveux des Arthropodes par leur homogénéité et par leur finesse extrême. Dans certaines régions, elles ont un aspect réticulé tel qu'on les croirait formées par l'extension d'un même protoplasme plutôt que par l'entrecroisement de prolongements nerveux distincts. Cela est tellement vrai que pour caractériser ces trames si uniformes, si spéciales, les histologistes ont créé au début le nom de masses médullaires.

Chez les Gastéropodes, il existe, dans la région protocérébrale et dans les ganglions terminaux des nerfs sensoriels, des trames fines et homogènes identiques aux masses médullaires des Arthropodes.

Au premier abord, on peut être perplexe sur la véritable nature de ces trames. Certains auteurs les ont décrites comme de la névroglie pure, car, elles sont parsemées de petits noyaux; d'autres, les ont considérées, au contraire, comme un réticulum exclusivement nerveux, les noyaux étant, pour ces derniers, des cellules chromatiques (noyaux chromatiques de Dielt); enfin, une autre série d'histologistes les met au même niveau que la substance ponctuée ordinaire des autres ganglions, avec cette différence qu'elles seraient plus fines. Elles n'en présenteraient pas moins chez les Arthropodes certaines formations spéciales non encore connues (Viallanes). Nansen et Retzius ne paraissent pas les avoir vues dans le cerveau des Arthropodes. Retzius parle succinctement de la substance ponctuée des ganglions tentaculaires chez *Arion ater* et *Limax agrestis*. Il fait observer que ces formations devront être étudiées comparativement avec les ganglions cérébroïdes.

Si ces trames fines ou masses médullaires sont comparables à la substance ponctuée ordinaire, nous devons pouvoir y caractériser la présence de prolongements protoplasmiques ainsi que celle de la névroglie. Mais les deux éléments concourent-ils à leur formation dans les mêmes proportions que pour la substance ponctuée ordinaire; et à quoi faut-il attribuer l'homogénéité et la finesse de ces trames?

Grâce à l'emploi de l'hématoxyline cuivreuse ou de la fuchsine de Ziehl, on peut démontrer la présence de la névroglie, mais on ne voit que les noyaux. Ceux-ci sont plus rares que dans la substance ponctuée ordinaire des ganglions sous-œsophagiens. Quant aux prolongements protoplasmiques, une méthode quelconque à l'hématoxyline suffit à les mettre en évidence. Dans le cerveau et dans les ganglions tentaculaires, les prolongements protoplasmiques qui forment ces trames sont surtout fournis par les cellules chromatiques ou cellules du type II. Il faut y ajouter aussi les terminales des faisceaux ascendants pour les ganglions olfactifs et les terminales des fibres des connectifs ou de la commissure, avec quelques cylindre-axes intrinsèques, pour les masses médullaires cérébrales.

Cette constitution nous rend compte de la finesse et de l'homogénéité de ces trames. Les cellules chromatiques sont toutes semblables; elles donnent toutes naissance à un prolongement proportionnel à l'enveloppe protoplasmique. Celle-ci étant réduite à sa plus simple expression, les prolongements sont par conséquent extrêmement grêles et tous semblables. Les trames constituées par tous ces prolongements entrecroisés ne pourront être que fines, homogènes et serrées comme les cellules elles-mêmes qui envoient leurs fibrilles. La plupart de celles-ci ont un diamètre infiniment moindre que les aréoles circonscrites par leur entrecroisement. Ces aréoles ne correspondent donc nullement, comme l'admet Nansen, aux sections transversales des tubes nerveux entrant dans la constitution de la substance ponc tuée.

Quant aux fibres émanant des cellules ganglionnaires proprement dites, elles sont également fines, parce que, au niveau des masses médullaires, elles sont réduites à leurs divisions ultimes. Cela est particulièrement net pour les cylindres-axes centrifuges des nerfs tentaculaires avant leur épanouissement dans le ganglion.

Enfin, la diminution des noyaux ovales, au niveau des masses médullaires, semble indiquer que le tissu de la névroglie, qui forme le substratum de ces masses, est plus fin que partout ailleurs.

Tel est, à notre avis, la clé de la finesse et de l'homogénéité de ces trames. Nous croyons que cette explication peut s'étendre

aux autres animaux et à l'homme lui-même. Les trames de la rétine adjacentes aux cellules granuleuses, par exemple, seront plus fines que celles qui seront formées par de grosses cellules nerveuses, quelle que soit la région dans laquelle on les observe.

DEUXIÈME PARTIE

Recherches organologiques sur les centres nerveux

(*Helix, Arion, Zonites* et *Limax*).

I

ANATOMIE MACROSCOPIQUE EXTERNE.

1. — *Technique anatomique.*

Avant d'aborder l'étude de la topographie interne du cerveau d'un animal, il est indispensable de connaître l'anatomie externe de ce cerveau, le nombre exact des nerfs qui en partent, leur origine apparente et leur terminaison. Ces nerfs se retrouvent ensuite dans les séries de coupes où l'on n'a plus de peine à les reconnaître. Mais il est parfois très difficile d'obtenir ces données avec une certitude absolue sans associer aux dissections l'emploi de réactifs, du moins chez certains types, soit à cause de l'épaisseur de l'enveloppe conjonctive du système nerveux central, soit en raison de l'extrême tenuité des nerfs et de leur aspect grisâtre qui peut les faire confondre avec des filets grêles du tissu de soutien. C'est ainsi que le système nerveux central d'*Helix pomatia,* espèce que l'on recherche habituellement dans les laboratoires à cause de sa grande taille, ne peut guère être étudié avec fruit à l'aide des dissections simples, surtout s'il s'agit de préciser d'une façon absolue le nombre des nerfs qui partent du cerveau et de les suivre jusqu'à leur terminaison. Même en se servant de réactifs, on n'arrive pas toujours à mettre en évidence les nerfs les plus grêles. Aussi ne trouve-t-on dans les traités classiques que la description des nerfs principaux. Le système nerveux d'*Helix aspersa* est beaucoup plus facile à isoler, bien qu'il soit encore

tellement entouré de tissu conjonctif, ainsi que le fait remarquer M. de Lacaze-Duthiers (1), que, sans les réactifs et les dissections les plus laborieuses, il devient presque impossible à étudier. On n'a pas toutes ces difficultés au même degré avec *Helix pisana* et les autres types de gastéropodes que nous avons étudiés : *Zonites*, *Arion* et *Limax*.

Ayant commencé nos recherches sur le genre *Helix*, nous avons été obligé, pour réussir nos dissections du système nerveux de cet animal, de faire intervenir des agents fixateurs divers, tels que l'alcool à 90° additionné de 5 à 6 0/0 d'acide acétique cristallisable, le sublimé corrosif en solution aqueuse saturée et l'acide osmique en solution faible (0.2 à 1 0/0), ce dernier agissant pendant un temps très court à cause de la teinte uniformément noire que finissaient par prendre tous les tissus. Les cerveaux non abîmés par la dissection servaient ultérieurement pour faire des coupes, si les animaux étalés par submersion donnaient encore quelques signes de vie au moment de la fixation.

Carl Vogt et E. Yung (2) ont recommandé pour l'étude du système nerveux chez *Helix pomatia* un procédé qui consiste à laisser macérer pendant plusieurs jours des individus noyés dans une solution d'acide azotique à 20 0/0. Cet acide attaque les muscles qui se désagrègent facilement, tandis que les nerfs y prennent, au contraire, avec une coloration jaunâtre, une plus grande résistance. Nous avons eu recours à ce procédé qui donne de bons résultats, si l'on prend la précaution d'examiner les animaux de temps en temps, de manière à saisir le moment le plus propice pour faire la dissection du système nerveux. Il y a à craindre que l'action prolongée de la solution nitrique ne produise sur tous les tissus une teinte uniformément jaune et ne les rende en même temps d'une trop grande friabilité pouvant empêcher de suivre facilement le trajet et les rapports des nerfs.

Nous avons également mis à profit, avec succès, une méthode

---

(1) De Lacaze-Duthiers. Otocystes des Mollusques. *Arch. de Zool.*, exp. 1872, t. I, p. 150.

(2) C. Vogt et E. Yung. Traité d'anatomie comparée pratique. 10e livraison, p. 776.

inédite que Viallanes employait pour l'étude macroscopique du système nerveux du cœur des Crustacés.

Voici en quoi elle consiste :

1° Faire tremper l'animal convenablement préparé jusqu'à ce qu'il soit bien imbibé (au moins vingt-quatre heures) dans la solution suivante :

Vinaigre du commerce	1 volume
Alcool à 90°	1 —

Ce vinaigre dont nous avons pu faire le titrage renfermait 7.50 0/0 d'acide acétique cristallisable. Nous l'avons remplacé pour plus de commodité par une solution équivalente du même acide;

2° Au sortir du bain acétique, on met directement l'animal dans de l'essence de térébenthine où on le laisse séjourner vingt-quatre heures environ;

3° On plonge alors l'animal dans l'eau. L'essence de térébenthine qui imbibait le corps monte peu à peu à la surface du liquide d'immersion qui devient trouble. On le remplace par de l'eau claire et l'on peut dès lors commencer la dissection. L'essence de térébenthine forme une sorte d'émulsion blanche avec les nerfs. Ceux-ci paraissent d'un blanc éclatant et tranchent nettement sur le tissu conjonctif ambiant.

Malgré l'excellence des préparations ainsi obtenues, qu'elles soient examinées à l'œil nu ou au microscope sous le compresseur, il peut rester encore des doutes dans l'esprit sur le nombre exact des nerfs qui partent du cerveau. On acquiert une certitude absolue en complétant les données acquises à l'aide de la dissection par l'examen d'une série parfaite de coupes convenablement colorées. La méthode de coloration qui réussit merveilleusement dans ce cas est la suivante :

1° Traiter les pièces fraîches par une solution d'acide chromique de 3 à 5 0/0 pendant vingt-quatre heures;

2° Colorer au picro-carmin pendant douze heures. Laver, deshydrater, enrober dans la paraffine et monter dans le baume.

(1) Cette dissection doit se faire à la loupe, l'animal étant recouvert par le bain fixateur, l'alcool ou l'eau suivant les cas. Nous nous sommes servis de la loupe à pied de Leitz qui nous a paru d'un emploi très commode.

L'ensemble du système nerveux est coloré en jaune, comme s'il avait été traité exclusivement par l'acide chromique, tandis que le tissu conjonctif ambiant et les muscles présentent la coloration ordinaire que leur communique le picro-carmin. Si la solution d'acide chromique était trop faible ou si son action n'était pas suffisamment prolongée, les éléments nerveux pourraient ne pas être entièrement réfractaires à la coloration picro-carminée et ne présenteraient pas avec la même intensité la coloration jaune vraiment spécifique, lorsque la méthode est réussie. Les préparations obtenues de la sorte servent à distinguer avec la dernière netteté les nerfs les plus grêles des filets de tissu conjonctif avec lesquels on pourrait très facilement les confondre. Elles permettent donc de savoir d'une façon absolue le nombre de nerfs qui partent des ganglions, mais il y a lieu de faire remarquer que par ailleurs ces préparations n'ont aucune valeur pour l'étude spéciale des élément nerveux. Toutefois, comme la substance chromatique a la propriété de fixer le carmin avec beaucoup d'énergie, les noyaux se colorent parfois en beau rouge et se différencient nettement, non seulement du corps cellulaire environnant, mais encore des cylindre-axes qui, présentant une coloration jaune intense semblable à celle du potoplasme, doivent être considérés comme une émanation directe de ce dernier. (V. *Technique histologique*, 1re partie, p. 26.)

2. — *Système nerveux d'Helix.*

Nous décrirons le système nerveux d'*Helix aspersa* Müller. Cette description pourra s'appliquer au système nerveux d'*Helix pomatia* L. et d'*Helix pisana* Müller. Le cerveau est, en effet, presque identiquement le même dans ces trois espèces et on y compte exactement le même nombre de nerfs. Le choix d'*Helix aspersa* est indiqué, parce que cette espèce, qu'on se procure facilement partout, a une taille relativement grande; elle s'étale parfaitement par immersion dans l'eau et elle offre à la dissection moins de difficultés qu'*Helix pomatia.*

Le cerveau des Gastéropodes comme celui des Arthropodes et des Vers est constitué par deux ganglions nerveux sus-œsophagiens reliés entre eux par une commissure transversale. Celui

d'*Helix aspersa* (fig. 6) a la forme d'une lame rectangulaire situéc transversalement à la partie antérieure et supérieure de l'œsophage et présente à considérer par conséquent une face

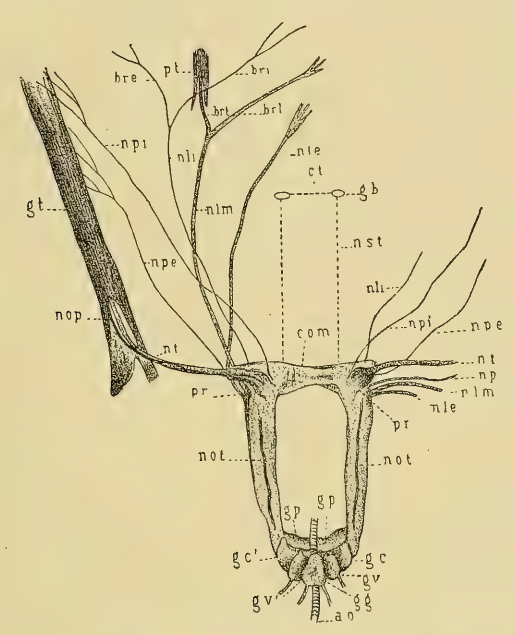


Fig. 6. — **Système nerveux d'*Helix aspersa*** Müller .

Pr, région proto-cérébrale; *Com,* commissure transverse sus-œsophagienne; *Nt,* nerf du gros tentacule ou nerf olfactif; *Gt,* gaîne du tentacule; *Nop,* nerf optique; *Not,* nerf de l'otocyste; *Npi,* nerf péritentaculaire interne; *Npe,* nerf péritentaculaire externe; *Nli,* nerf labial interne; *Bre,* branche externe du nerf *Nli* se terminant dans la portion du tégument comprise entre le tentacule supérieur et le tentacule inférieur; *Bri,* branche interne du même nerf venant se ramifier sur le bord supérieur de l'orifice buccal; *Nlm,* nerf labial médian; *Brt,* branche externe du nerf *Nlm* se rendant au petit tentacule; *Pt,* gaîne du petit tentacule; *Brl,* branche interne du même nerf se rendant au lobe labial de même côté; *Np,* nerf pénial; *Nst,* nerf stomatogastrique; *Gb,* ganglion du stomatogastrique ou ganglion buccal; *Ct,* commissure transverse reliant les deux ganglions buccaux; *Ao,* aorte; *Gp, Gp',* ganglions pédieux; *Gc,* ganglion commissural droit; *Gv,* ganglion viscéral droit; *Gg* ganglion génital; *Gv',* ganglion viscéral gauche; *Gc',* ganglion commissural ganche.

inférieure, une face supérieure, un bord antérieur, un bord postérieur et deux côtés (1). Chez les grosses espèces, le diamètre

---

(1) L'animal est supposé placé sur un plan horizontal, la tête en avant. Les mots *supérieur* et *inférieur* ont la même signification que *dorsal* et *ventral.*

transversal mesure environ 4 millimètres et le diamètre antéro-postérieur 3 millimètres. L'épaisseur est de 1/2 millimètre sur la ligne médiane au niveau de la commissure transverse et de 1 millimètre sur les côtés au niveau des ganglions.

Nous indiquons ces mesures pour donner une idée relative de la grandeur et de l'aspect général du cerveau.

La face supérieure présente sur les côtés et en avant deux saillies blanchâtres (*Pr*) dépendant des ganglions et correspondant au point d'émergence des nerfs tentaculaires (*Nt*). Ces masses représentent la portion du cerveau désignée sous le nom de lobule de la sensibilité spéciale par M. Sicard dans le Zonites et par M. Joyeux-Laffuie dans l'Oncidie. Elles forment la région proto-cérébrale qui est parfaitement distincte du reste du cerveau et qu'on peut désigner simplement, pour la commodité du langage, sous le nom de *protocérébron.*

En dedans de ces lobules et en rapport avec la partie antérieure de la commissure se trouvent deux masses ganglionnaires analogues à celles que P. Fischer a décrites chez *Eucalodium*, *Anostoma*, *Bulimulus*, *Orthalicus* (1), mais elles ne sont nettement visibles qu'à l'examen microscopique. Elles correspondent à la division III de Bohmig ou région méso-cérébrale que nous qualifierons également de *mésocérébron.* (Fig. 2, p. 84, et Pl II, fig. 33, *Mc.*)

Le cerveau se prolonge en arrière en deux lobes, correspondant à l'origine des connectifs antérieur et postérieur (fig. 2, *Ccv*, *Ccp*) qui se rendent, comme on sait, aux centres viscéraux et pédieux de manière à former le collier œsophagien.

Ces lobes correspondent à la division I de Bohmig ou région post-cérébrale que nous appellerons encore *postcérébron,* par analogie avec la terminologie précédente.

Les coupes pratiquées à travers le cerveau montrent que la forme et les dimensions observées dans la dissection sont déterminées surtout par le tissu conjontif qui forme une enveloppe

---

On sait que M. de Lacaze-Duthiers et ses élèves orientent les animaux qui nous occupent de la façon suivante : La bouche est en haut, le pied en avant, la cavité palléale en arrière et la partie postérieure ou tortillon en bas ; de cette façon, le centre cérébroïde devient *dorsal* ou *post-œsophagien*

(1) Voir Introduction, p. 11.

épaisse et fortement adhérente, principalement à la face supérieure. Elles montrent en outre que les deux ganglions sont symétriques et égaux. Tous les auteurs considèrent le ganglion droit comme étant plus volumineux, parce qu'il donne naissance à un nerf supplémentaire, le nerf pénial, qui n'existe pas du côté gauche. Nous montrerons en faisant l'étude de la topographie interne que le nerf pénial ne fait que traverser la partie postérieure du cerveau. Nous avons déjà vu par ailleurs que la symétrie est telle que si l'on prend pour point de repère une cellule bien caractérisée dans le ganglion gauche, on retrouve une cellule absolument identique et exactement à la même place dans le ganglion droit.

Les centres sous-œsophagiens forment une masse volumineuse que traverse d'arrière en avant l'aorte céphalique en la divisant en deux portions, l'une inférieure à l'aorte, constituant le centre pédieux proprement dit; l'autre supérieure, située plus en arrière, représentant le centre viscéral.

Le centre pédieux est symétrique et régulier. Il est formé de deux ganglions (*Gp, Gp'*) que relient entre eux deux commissures transversales. Ces deux commissures ne sont visibles que dans les coupes à cause de la juxtaposition des ganglions. Böhmig les a indiquées dans son travail. Elles sont représentees Pl. V, fig. 101.

Le centre viscéral, postérieur au précédent, est formé d'un nombre impair de ganglions (centre asymétrique ou inférieur de Lacaze-Duthiers). Ces ganglions au nombre de cinq sont disposés en forme de fer à cheval. Ce sont en allant de droite à gauche, d'après la terminologie de Böhmig : le ganglion commissural droit (*Gc*), le ganglion viscéral droit (*Gv*), le ganglion génital (*Gg*), le ganglion viscéral gauche (*Gv'*) et le ganglion commissural gauche (*Gc'*, fig. 6).

Le ganglion génital est le plus volumineux; les ganglions commissuraux sont les plus petits. Ils ne donnent naissance à aucun nerf, mais ils servent à relier au moyen d'une commissure antéro-postérieure le centre pédieux et le centre viscéral. Cette commissure antéro-postérieure forme avec les deux connectifs qui relient les centres sous-œsophagiens au cerveau (connectif cérébro-pédieux ou antérieur et connectif cérébro-viscéral ou postérieur) un vrai triangle que M. de Lacaze-Duthiers a désigné sous le nom de triangle latéral.

Le collier œsophagien d'*Helix aspersa*, qui dans les conditions normales de l'extension embrasse la naissance de l'œsophage, offre une ouverture suffisamment grande pour permettre le passage de la poche buccale, de sorte que, dans certaines contractions de l'animal, le collier change de place et peut se trouver au milieu et même en avant de la masse de la bouche.

Nerfs cérébraux. Origine apparente et terminaison. — Les auteurs n'ont jamais donné une description complète ou exacte des nerfs qui partent du cerveau chez *Helix*. Dans leur monographie d'*Helix pomatia*, C. Vogt et E. Yung (1) s'expriment ainsi à ce sujet : « Le ganglion cérébroïde est relié par deux commissures à deux petits ganglions situés symétriquement de chaque côté du pharynx, dans le voisinage du point où pénètrent les canaux excréteurs des glandes salivaires. Ce sont les *ganglions stomato-gastriques*. Ils donnent naissance à de minces filets nerveux qui se distribuent en avant jusqu'au voisinage de la bouche et en arrière tout le long de l'œsophage. Ces ganglions ovalaires sont reliés l'un à l'autre par une commissure transversale.

Quant aux nerfs périphériques, ajoutent-ils, ils sont *nombreux et parfois si ténus, qu'il est difficile de les poursuivre*. Nous ne mentionnons que les principaux en faisant usage de quelques-uns des noms dont s'est servi Ihering dans son *mémoire sur le développement de l'Helix.* »

L'idée qui vient à l'esprit en lisant cette description comme d'ailleurs la plupart de celles qui ont été faites sur le cerveau des Gastéropodes est que les nerfs qui partent de cet organe ne se comptent pas et qu'ils doivent varier d'un individu à l'autre. Or, il est intéressant de noter que ce nombre est absolument fixe, non seulement pour *Helix*, mais encore pour les genres voisins. C'est ainsi que le nombre des nerfs cérébraux est exactement le même chez *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*. Ce nombre est aussi constant que les douze paires de nerfs crâniens existant chez tous les vertébrés. Nous avons varié à l'infini les dissections et les coupes et nous avons acquis la preuve irréfutable de cette fixité. Böhmig, le seul auteur qui ait pratiqué des sections sur le

---

(1) C. Vogt et E. Yung. *Traité d'anatomie comparée*, 10e livraison, p. 777.

cerveau d'*Helix pomatia* a pu connaître avec certitude le nombre exact des nerfs qui sortent des différentes régions du cerveau. Il ne parle pas toutefois de la fixité des nerfs et il ne suppose pas que leur nombre puisse être invariable : « Leidig erwähnt bei *Helix hortensis* ausserdem einen sympathischen Nerven, der im Gehirn entspringen und sich in das untere schlundganglion begeben soll; ich habe bei *Helix pomatia* einen derartigen Nerven nicht auffinden können (1). » Cependant l'auteur ne mentionne que ceux qui existent réellement. Mais il se trompe, comme nous le verrons, sur le trajet et les terminaisons de quelques-uns d'entre eux.

M. Amaudrut a repris, en 1886, l'étude anatomique du système nerveux des Mollusques pulmonés. Il signale l'existence de nombreux nerfs cérébroïdes chez ces animaux. « Ihering décrit seulement, dit cet auteur, cinq ou six nerfs partant de chaque ganglion. D'autre part, le docteur Simroth, résumant les caractères généraux des stylomatophores, décrit, au maximum de dissociation, huit nerfs partant de chaque ganglion cérébroïde. Or, j'en ai trouvé juste le double chez certains animaux (2) ».

De telles contradictions expliquent pourquoi les descriptions classiques sont elles-mêmes incomplètes ou inexactes. Nous décrirons les nerfs en conservant les noms déjà donnés par Ihering et acceptés par Böhmig.

Les nerfs cérébraux sont au nombre de neuf paires, avec un nerf impair à droite, savoir :

Première paire. — Nerfs du gros tentacule ou nerfs olfactifs.
Deuxième paire. — Nerfs optiques.
Troisième paire. — *Nerfs péritentaculaires externes.*
Quatrième paire. — *Nerfs péritentaculaires internes.*
Cinquième paire. — Nerfs de l'otocyste.
Sixième paire. — Nerfs labiaux internes.
Septième paire. — Nerfs labiaux médians.
Huitième paire. — Nerfs labiaux externes.
Neuvième paire. — Nerfs du stomato-gastrique.
A ces neuf paires, il faut ajouter à droite le nerf pénial.

---

(1) Böhmig. *Loc. cit.*, p. 17, 1883.

(2) Amaudrut. Le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés (Achatine, Bulime, Nanina, Vaginule). *Bulletin de la Société philomathique de Paris*, 7e série, T. X, 1885-1886, p. 112.

Première paire. — *Nerfs du gros tentacule ou nerfs olfactifs* (*Nt*). — Les deux plus gros nerfs émanant du cerveau sont les nerfs tentaculaires (*Nt*). Leur origine apparente est dans la région dorsale, au niveau du mamelon blanchâtre qui fait saillie de chaque côté des ganglions cérébroïdes. Ce sont les premiers nerfs qui se présentent à l'observation, lorsqu'on ouvre un animal par le dos. Ils se rendent dans l'intérieur des gros tentacules pour se terminer dans le volumineux ganglion nerveux (ganglion olfactif) qui se montre sous l'épithélium de l'extrémité de ces appendices au moment de leur extension. Ils présentent une position variable et un aspect plus ou moins rectiligne, suivant l'état de rétraction ou de protraction des tentacules auxquels ils sont destinés. Le nerf tentaculaire gauche se rend directement au tentacule supérieur du même côté; le nerf de droite contourne dans son trajet le canal déférent et le pénis, passe dans l'anse que forment ces organes, et pénètre ensuite dans la boutonnière du tentacule droit.

Deuxième paire. — *Nerfs optiques* (*Nop*). — Avec les nerfs de l'otocyste, ce sont les nerfs les plus grêles. Ils ne sont pas distincts dès l'origine. Leurs faisceaux se confondent avec ceux des nerfs précédents qu'ils accompagnent dans tout leur trajet extra-tentaculaire. Ces nerfs ne sont séparables par dissection que dans l'intérieur de la gaîne du tentacule. Ils aboutissent à l'œil qui apparaît comme un point noir sur le côté externe du ganglion terminal olfactif.

Troisième paire. — *Nerfs péritentaculaires externes* (*N p e*). — Près de la sortie des nerfs tentaculaires, immédiatement au-dessous et en arrière, on voit partir de chaque côté un nerf fin qui, d'après Böhmig, serait une branche des nerfs tentaculaires dont la terminaison se ferait au voisinage de la bouche. « Auf der vorderen Seite verlässt der Nerv für den grossen Taster das Ganglion; bald nach seinem Austritt zweigt sich ein seiner Nerv ab, der sich in der umgebung des Mundes verliert (1). » La terminaison indiquée par Böhmig est inexacte. Ce nerf fin aboutit à la base du fourreau tentaculaire, du côté externe, et se distribue

---

(1) Böhmig. *Loc. cit.*, p. 10.

par plusieurs branches aux téguments de cette région. Nous lui donnerons le nom de *nerf péritentaculaire externe*. Celui de droite suit le nerf tentaculaire dans l'anse que forment les organes génitaux.

Quatrième paire. — *Nerfs péritentaculaires internes* (*N p i*). — En dedans des nerfs tentaculaires et en avant des ganglions, on trouve un autre nerf, aussi grêle que le nerf péritentaculaire externe, qui est destiné aussi au tégument du tentacule supérieur, mais qui se porte à sa partie interne. Le fourreau tentaculaire se trouve ainsi également innervé dans toutes ses parties. Ces nerfs doivent être cherchés dans l'épaisseur de la trame mince de tissu conjonctif qui fait suite en avant au névrilème cérébral et s'étend comme une toile au-dessus du tube digestif. Nous les appellerons *nerfs péritentaculaires internes*. Ces nerfs ont été vus par P. Fischer et Böhmig. Mais la terminaison qui leur a été assignée par ces auteurs est inexacte. M. P. Fischer (1) s'exprime ainsi à leur sujet : « L'extrémité antérieure de ces ganglions (2) fournit un nerf très grêle, tortueux, qui rampe sur la paroi externe du sac pharyngien et s'y enfonce à peu de distance des lèvres. Ce nerf que j'ai appelé *nerf pharyngien antérieur* d'après sa position, est peut-être le représentant du nerf olfactif des vertébrés..... » Böhmig dit aussi que, en dedans du gros nerf tentaculaire, on en remarque un autre très fin qui court sur le pharynx pour se terminer au-dessus de la bouche. « Medianwärts von diesem grossen Nerven bemerkt man einen sehr seinen, der auf dem Pharynx hinläuft, um sic hoberhalb des Mundes zu verbreiten. »

L'erreur de P. Fischer et de Böhmig s'explique par la difficulté qu'il y a parfois à suivre ces nerfs si grêles sans l'aide de réactifs spéciaux à travers la trame fine de tissu conjonctif qui leur sert de soutien.

Cinquième paire. — *Nerfs de l'otocyste* (*N o t*). — Les nerfs de l'otocyste suivent le trajet indiqué par M. de Lacaze-Duthiers (3).

---

(1) P. Fischer et H. Grosse. Sur la disposition générale du système nerveux chez les Mollusques. *C. R. Acad. des sc.*, t. LXXXI, 1825.

(2) Ganglions commissuraux, voir Introduction, p. 11.

(3) M. de Lacaze-Duthiers. *Arch. de Zool. expérimentale et générale*, t. I, 1873, p. 150.

Ils sont d'une observation difficile à cause de l'abondance du tissu conjonctif qui entoure le système nerveux. M. de Lacaze-Duthiers conseille de prendre autant que possible de jeunes individus, parce que chez eux le tissu conjonctif est en bien moins grande quantité. La poche auditive occupe l'espace qui sépare les ganglions inférieurs (ganglions viscéraux) des ganglions antérieurs (ganglions pédieux), en se rapprochant un peu de la ligne médiane, de sorte que le nerf à la sortie de la poche auditive doit contourner le connectif antéro-inférieur avant de suivre un trajet vertical pour se rendre au cerveau. Il pénètre dans la région dorsale de ce dernier dans l'intervalle compris entre les deux connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral.

Sixième paire. — *Nerf labial interne.* (*Nervus labialis internus de Ihering*) (*N l i*). — Ce nerf assez grêle a son origine sur la face inférieure du cerveau, dans le lobe cérébro-pédieux; il sort de la partie antérieure de ce lobe, à la base de la masse ovoïde blanche qui correspond au point d'émergence des nerfs tentaculaires, passe au-dessous de cette dernière pour se porter en avant et se divise vers le milieu de son trajet en deux branches (*B r i* et *B r e*). La branche interne vient se ramifier sur le bord supérieur des lèvres avec la branche du côté opposé; la branche externe se place entre le grand et le petit tentacule pour se distribuer dans la partie des téguments comprise dans leur intervalle.

Septième paire. — *Nerf labial médian.* (*Nervus labialis de Ihering*) *N l m*). — Ce nerf, relativement volumineux, part de la face inférieure, sur le bord externe du cerveau. Son tronc d'origine, placé en dehors du nerf labial interne, se dirige d'arrière en avant en passant au-dessous de tous les nerfs précédents et se divise vers le tiers externe de son trajet en deux branches (*Brl* et *Brt*). La branche interne vient s'épanouir dans le lobe labial; la branche externe constitue le *nerf du petit tentacule.* Elle se termine dans un ganglion comparable à celui qui existe dans les gros tentacules, mais de plus petit volume.

Huitième paire. — *Nerf labial externe.* (*Nervus labialis externus de Ihering*) (*N l e*). Le nerf labial externe très gros est placé immédiatement au-dessous du précédent avec lequel il semble avoir une origine commune. Dès sa sortie, il se porte en dedans

et en bas, se place au-dessous du tube digestif et vient s'épanouir sans ramification dans un ganglion d'où partent des filets nerveux se rendant à la partie inférieure du pharynx au voisinage des lèvres. La présence de ce ganglion semble indiquer que ce nerf est en rapport avec la sensibilité gustative. Leydig a fait remarquer que la liaison périphérique des nerfs avec des ganglions paraissait être un caractère général des nerfs sensitifs.

Neuvième paire. — *Nerfs du stomato-gastrique* (*N s t*). — Les nerfs du stomato-gastrique ont leur origine à la face inférieure du cerveau, sur le lobe pédieux, en arrière des nerfs labiaux internes, dont ils partagent le trajet direct, et en dedans de la septième et de la huitième paire dont la direction, du fait même qu'elles sortent sur le bord externe, est un peu oblique de dedans en dehors. Ces deux nerfs aboutissent à deux petits ganglions situés symétriquement de chaque côté du pharynx, dans le voisinage du point où pénètrent les canaux excréteurs des glandes salivaires; ce sont les *ganglions stomato-gastriques* ou *ganglions buccaux*. Ces ganglions, de forme ovalaire, sont reliés l'un à l'autre par une commissure transversale (*C t*) et donnent naissance, comme on sait, à des filets nerveux qui se distribuent en avant du tube digestif jusqu'au voisinage de la bouche et en arrière tout le long de l'œsophage. Comme le cerveau occupe une place différente, suivant que l'animal est en extension ou non, il en résulte que les ganglions stomato-gastriques qui sont en avant, lorsque l'animal est en marche, se trouveront en arrière du cerveau si l'animal se contracte.

10° *Nerf pénial* (*Np*). — Ce nerf, de petite taille, n'existe qu'à droite. Il se détache au voisinage du nerf labial médian, au devant de ce dernier, mais plus inférieurement, et chemine jusqu'à la gaîne du pénis, à côté du nerf olfactif et du nerf péritentaculaire externe.

Tels sont les nerfs qui partent du cerveau. Les nerfs olfactif, optique, péritentaculaire externe, péritentaculaire interne et acoustique, ont leur origine sur la face dorsale ou postérieure du cerveau. Tous les autres se détachent de la face inférieure (nerf labial interne, nerf du stomato-gastrique, nerf pénial), ou plus particulièrement du bord externe (nerf labial médian et nerf labial externe). Nous déterminerons leur origine réelle en

étudiant la topographie interne du cerveau. Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, le nombre des nerfs cérébraux est absolument constant pour les espèces du G. Helix : *Helix Pomatia*, *H. Aspersa*, *H. Pisana*, de même que pour les genres *Arion*, *Zonites* et *Limax*.

Nous n'avons pas fait une étude systématique des nerfs qui partent du centre pédieux et du centre asymétrique pour savoir si ce nombre est constant. Comme nous n'avons rien à ajouter de personnel à ce qui est déjà connu, nous passerons sous silence la description de ces nerfs.

3. — *Système nerveux d'Arion.*

La description détaillée que nous avons donnée du système nerveux et des nerfs cérébraux d'*Helix aspersa* nous permettra d'être très bref pour la même étude chez *Arion*, *Zonites* et *Limax*.

Quand on ouvre le dos d'*Arion rufus* L., pour mettre à nu le système nerveux, on remarque que le cerveau se présente sous la forme d'une lame blanche très épaisse se continuant par les connectifs antérieur et postérieur avec une masse nerveuse sous-œsophagienne très condensée et d'un volume considérable.

Cette lame blanche, de grande dimension relativement au cerveau d'*Helix aspersa* Müller, ne représente pas la totalité du cerveau de cet animal. En regardant, en effet, cette lame nerveuse par la face inférieure, on voit qu'elle est constituée par deux ganglions cérébroïdes qui font une légère saillie de chaque côté et laissent entre eux un intervalle occupé par une commissure distincte et très étroite. Au-dessus de la commissure et recouvrant les ganglions cérébroïdes, se trouve un coussinet névrilématique blanchâtre et très épais qui est séparé nettement par un sillon du cerveau proprement dit du côté de la face inférieure, mais qui est discontinu sur la face dorsale et produit l'illusion dont nous parlions plus haut. L'épaisseur de ce coussinet s'explique sans doute par le rôle protecteur qu'il doit remplir vis-à-vis du cerveau, lors des contractions violentes de l'animal.

L'examen pratiqué sur la face inférieure où les régions cérébrales sont plus distinctes, laisse voir : 1° une masse blanche antérieure, dirigée obliquement de bas en haut et de dedans en

dehors, et correspondant au point d'émergence de nerfs tentaculaires (Région Protocérébrale). Cette masse n'est pas nettement ovoïde comme chez *Helix Aspersa;* sa partie externe est plus acuminée; elle a donc plutôt la forme d'un coin arrondi à sommet externe. En arrière de cette masse, le cerveau s'étale aux extrémités de la commissure en deux lobes qui viennent recouvrir les connectifs. A son origine, la commissure est également plus épaisse que sur la ligne médiane, ce qui est en rapport avec la présence d'une masse ganglionnaire qui existe à ce niveau et que l'on voit surtout bien dans les coupes microscopiques (Région mésocérébrale. Pl. IV, fig. 70. *Mc*).

Les ganglions viscéraux sont au nombre de cinq comme chez *Helix*, et les ganglions pédieux, au nombre de deux, sont également reliés par une double commissure comme s'ils étaient constitués par quatre ganglions fusionnés deux à deux.

Par le fait d'une concentration plus grande, les ganglions viscéraux se trouvent à la même hauteur que les ganglions pédieux. Les connectifs antérieur et postérieur ont ainsi la même longueur. D'un autre côté, les connectifs restent courts, parce que les ganglions cérébroïdes sont déjetés sur le côté par la commissure sus-œsophagienne qui est relativement longue. Mais l'ouverture du collier œosphagien est suffisamment grande pour que le cerveau se déplace lorsque l'animal se contracte. Les nerfs cérébraux sont en même nombre et offrent la même distribution que chez *Helix*, savoir : nerfs tentaculaires (*N t*); nerfs optiques séparés dès l'origine (*N op*); nerfs peritentaculaires externe (*Np e*) et interne (*Np i*); nerf labial interne fin (*N l i*), se bifurquant en deux branches, la branche interne devant se distribuer au-dessus de la bouche et la branche externe dans l'épaisseur du tégument comprise entre le tentacule supérieur et le tentacule inférieur; nerf labial médian se partageant en deux branches : la branche interne pour le lobe labial du même côté, et la branche externe pour le petit tentacule à l'extrémité duquel elle s'épanouit en un ganglion de sensibilité spéciale comparable au ganglion terminal du nerf olfactif; nerf nabial externe (*N l e*) ou *nerf gustatif* qui se rend en dedans vers le pharynx et s'élargit à la fin de son trajet en un petit ganglion d'où partent trois branches principales qui vont se ramifier dans le plancher buccal; nerfs stomatogastriques (*N st*) et nerf pénial interne impair à droite, sortant en

avant et au-dessous du nerf labial médian et cotoyant les nerfs tentaculaire et peritentaculaire externe pour se rendre au pénis. (Pl.III, fig. 52 et suivantes).

4. — *Système nerveux de Zonites.*

Le *Zonites Algirus* Lin., est un des types les plus favorables pour l'étude du système nerveux. Le tissu conjonctif est peu abondant, les divers ganglions sont nettement séparés, et les nerfs, notamment les nerfs péritentaculaires qui sont d'une observation difficile chez *Helix* et *Arion* sont très volumineux et peuvent être suivis sans l'aide de réactifs jusqu'à leur terminaison ultime sur la paroi interne de la calotte tentaculaire.

La description la plus complète qui ait été faite du système nerveux du *Zonites Algirus* est celle de H. Sicard (1).

La masse nerveuse sus-œsophagienne, dit cet auteur, est loin d'avoir une composition aussi simple qu'on l'indique généralement, et les ganglions dont elle est formée, si on les examine de plus près, donnent lieu à d'intéressantes observations.

« Si l'on considère la face supérieure de la masse cérébrale, on voit sur la ligne médiane la commissure de couleur jaune, et de chaque côté les ganglions qui sont symétriques et incolores. Ce sont des corps de forme allongée, concaves sur leur bord externe et convexes sur leur bord interne, lequel est en rapport avec la commissure médiane. Ces ganglions présentent donc la forme d'un croissant largement ouvert, à concavité externe ; mais dans la moitié antérieure de cette concavité, on voit saillir une petite masse nerveuse, de même forme que la corne postérieure du croissant, et s'atténuant à son extrémité pour donner naissance au cordon latéral antérieur qui unit le ganglion cérébroïde aux ganglions sus-œsophagiens, tandis que le cordon postérieur est formé par le prolongement de la corne postérieure. Le lobule placé dans la concavité du croissant peut être appelé *lobule moyen ou corne moyenne.* Il paraît être sur un plan inférieur. La corne antérieure du croissant ganglionnaire est terminée par une extrémité mousse arrondie.

---

(1) H. Sicard. *C. R. Acad. des Sciences*, 28 juillet 1873 et Recherches anatomiques et histologiques sur le *Zonites Algirus.* Thèse pour le doctorat ès-sciences naturelles. Paris, 1874, p. 19.

Examinés par leur face inférieure, les ganglions offrent un autre aspect; ils se présentent en forme de fer à cheval, et sont accolés par leur concavité, le dos du fer à cheval correspondant à la ligne médiane. En avant et en arrière, dans l'angle que forment les bords disposés ainsi en x, on aperçoit la commissure qui occupe à la face supérieure toute la région moyenne. Enfin, en avant de chaque ganglion, on remarque un petit lobe en saillie, arrondi, et qui donne naissance, par son bord interne, au nerf tentaculaire. Ce lobule ne paraît pas être tout à fait sur le même plan que la face inférieure des ganglions, et il n'est autre que la corne antérieure du croissant que nous avons décrit à la face supérieure. Des deux branches du fer à cheval qui se montre à la face inférieure : la première, ou antérieure, correspond au lobule que nous avons qualifié de moyen, et la seconde, ou postérieure, correspond à la corne postérieure du croissant.

Comment peut-on se rendre compte de cette diversité d'apparence des deux faces supérieure et inférieure? Chaque ganglion forme en arrière une masse unique qui se termine par la corne postérieure, et en avant il présente deux extrémités, l'une qui continue sa face inférieure et se recourbe assez brusquement, de sorte que cette face a l'aspect d'un fer à cheval; l'autre, qui continue sa face supérieure, et, décrivant une courbe beaucoup plus ouverte, occupe une opposition antérieure à l'autre, en même temps qu'elle est sur un plan un peu supérieur. »

Nous avons reproduit le texte de M. H. Sicard en ce qui concerne le cerveau du *Zonites* de manière à ne pas dénaturer la pensée de cet auteur. Le cerveau de cet animal est constitué, en réalité, comme celui d'*Helix* ou d'*Arion*, mais comme le tissu conjonctif qui l'entoure est peu dense, on distingue nettement sur les côtés et en avant les deux masses nerveuses blanchâtres (cornes antérieures de M. Sicard) correspondant au point d'émergence des nerfs tentaculaires (*Pr.*, fig. 7 dans le texte). Ces masses proto-cérébrales diffèrent des masses similaires d'*Helix* (forme ovoïde) ou d'*Arion* (forme en coin à sommet externe), en ce qu'elles sont plus larges à la périphérie qu'au niveau de leur point d'implantation. Elles sont dirigées obliquement de dedans en dehors et forment un angle obtus avec les connectifs antérieur et postérieur (*Ccp, Ccv*) qui se rendent chacun à deux lobes distincts du cerveau, le lobe pédieux en avant (*Lp*) (lobule moyen

ou corne moyenne de M. Sicard) et le lobe pleural ou cérébro-viscéral en arrière (*Lv*) (corne postérieure du croissant) La corne antérieure n'est pas en continuité directe avec la corne postérieure, de manière à former un croissant, et la corne moyenne ne s'insère pas sur la concavité de ce croissant; mais la corne postérieure (lobe viscéral) et la corne moyenne (lobe pédieux) limitent un espace où s'implante la corne antérieure (masse proto-cérébrale).

Les coupes microscopiques montrent, en outre, l'existence de la masse ganglionnaire commissurale en dedans de la région proto-cérébrale. Cette masse se distingue imparfaitement à l'examen

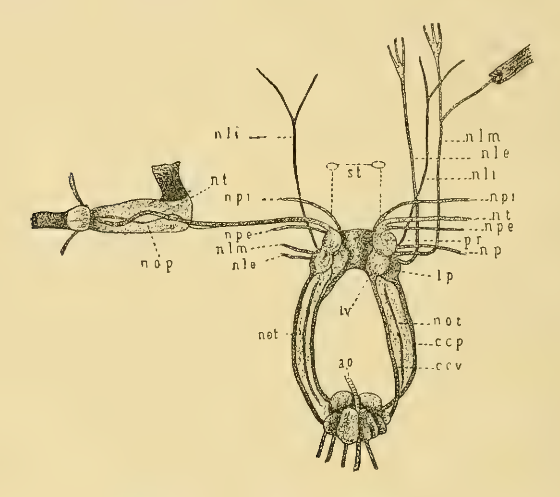


Fig. 7. — Système nerveux de *Zonites Algirus* Lin..

Pr, région proto-cérébrale; *Lp,* lobe pédieux; *Lv,* lobe viscéral; *Cep,* connectif cérébro-pédieux; *Ccv,* connectif cérébro-viscéral; *Nt,* nerf tentaculaire; *Nop,* nerf optique; *Not,* nerf de l'otocyste; *Npe,* nerf péritentaculaire externe; *Npi,* nerf péritentaculaire interne; *Nli,* nerf labial interne; *Nlm,* nerf labial médian; *Nle,* nerf labial externe; *Np,* nerf pénial; *St,* stomatogastrique; *Ao,* aorte passant entre les deux ganglions pédieux et les cinq ganglions du centre asymétrique.

macroscopique. Les ganglions du centre asymétrique sont nettement séparés entre eux et occupent un plan inférieur à celui des ganglions pédieux. Ceux-ci sont réunis par une double commissure comme dans les genres précédents. En outre, l'ouverture que forme l'anneau œsophagien est assez grande pour que la masse buccale puisse y passer, de sorte que la position de ces

organes, l'un par rapport à l'autre, varie selon que l'animal est rétracté ou développé.

Comme le montre la figure 7, les nerfs cérébraux sont en même nombre que dans les genres précités et ils offrent le même mode de terminaison. Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, les nerfs péritentaculaires sont au moins deux fois plus gros que chez *Helix*. Le nerf péritentaculaire externe a été décrit par Sicard comme une branche du nerf olfactif sous le nom de *branche péritentaculaire externe*. L'auteur a donc indiqué pour ce nerf une terminaison exacte. Il a reconnu également celle du *nerf péritentaculaire interne* qu'il appelle encore *nerf frontal*. « Celui-ci n'est pas comme le premier une branche du nerf tentaculaire, il naît directement du ganglion sur son bord interne et en arrière du nerf tentaculaire (1). » Nous verrons qu'elle est l'origine réelle de ces nerfs en étudiant la topographie interne du cerveau. Les autres nerfs ne présentent aucune particularité qui ne leur soit commune avec ceux des types déjà étudiés. La figure 7, avec la légende qui l'accompagne, suffira pour éclairer le lecteur.

5. — *Système nerveux de Limax.*

Le système nerveux de *Limax cinereus* (*Limax maximus* L.) occupe un petit volume relativement à la taille de cet animal. Les deux ganglions cérébroïdes sont reliés par une courte commissure que recouvre une couche épaisse de névrilème qui forme comme une sorte de coussinet carré au devant du cerveau. En détachant les tentacules qui sont adhérents au névrilème cérébral et cachent les ganglions proprement dits, ont distingue manifestement trois lobes cérébraux comme dans le Zonites, un lobe antérieur ou masse proto-cérébrale, un lobe inférieur ou pédieux en rapport avec le connectif de même nom, un lobe postérieur ou viscéral en rapport avec le connectif cérébro-viscéral. La masse proto-cérébrale s'élargit à la périphérie comme dans le Zonites et présente en avant une légère concavité du milieu de laquelle sort le nerf tentaculaire. En dedans de

(1) H. Sicard. *Loc. cit.*, p. 21.

la région proto-cérébrale apparaît une légère saillie correspondant à la masse ganglionnaire commissurale.

Les ganglions viscéraux, au nombre de cinq, sont fusionnés en une masse pyriforme qui recouvre les ganglions pédieux. Ceux-ci sont reliés par une double commissure interne et présentent sur le côté externe une série d'échancrures comblées par du tissu conjonctif qui limitent des lobes donnant l'apparence d'une véritable chaine de glanglions multiples. De chacun de ces lobes se détachent de haut en bas des paires nerveuses avec une symétrie parfaite (Pl. V, fig. 102). Ce fait est intéressant à noter, si l'on songe aux affinités que présentent entre eux les Mollusques et les Annélides, telles qu'elles ont été particulièrement établies par A. Giard (1) et L. Roule (2).

Les connectifs sont extrêmement courts, de telle sorte que l'ouverture du collier œsophagien est trop petite pour permettre le passage de la masse buccale comme dans les genres cités plus haut.

D'après la remarque de P. Fischer (3), la longueur des connectifs, et, par conséquent, la distance qui sépare les ganglions sus et sous-œsophagiens, atteindrait son maximum chez les Mollusques carnivores agnathes dont la poche linguale est très développée (*Testacella, Daubedardia, Glandina, Streptostyla, Rhytida*). Cette élongation serait corrélative chez les Mollusques agnathes de leur genre de nourriture. Ils ingurgitent des proies vivantes qui, à un moment donné, distendent énormement le pharynx cerclé par l'anneau ganglionnaire. H. Viallanes (4) a fait remarquer de son côté que chez les Insectes le régime alimentaire a une influence sur la disposition anatomique du collier œsophagien. Les dimensions du collier nerveux sont commandées par le calibre même de la portion initiale du tube digestif. Chez ceux qui se repaissent de matières solides, dont l'œsophage est

---

(1) A. Giard. Sur la parenté des Annélides et des Mollusques. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 13 janvier 1890.

(2) L. Roule. Étude sur le développement des Annélides. *Annales des Sc. nat., Zool.*, 1889.

(3) P. Fischer et H. Grosse. *Loc cit.*

(4) H. Viallanes. Système nerveux des Articulés. *Ann. des sc. nat.*, 1893, p. 438.

large (Orthroptères et Coléoptères), les connectifs sont allongés. Au contraire, chez les Insectes se nourrissant d'aliments fluides (Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères, Hémiptères), l'œsophage est étroit, et les centres nerveux qui l'entourent sont très condensés.

Entre *Limax cinereus* et les autres mollusques que nous venons d'étudier, on trouve une différence profonde en ce qui concerne l'ouverture du collier œsophagien. Le collier nerveux serre étroitement le canal digestif chez *Limax cinereus*, et il s'élargit progressivement chez *Arion*, *Helix* et *Zonites* pour permettre le passage de la poche buccale. Cette différence s'explique aussi par le régime alimentaire qui se compose de matières solides dans les trois derniers types considérés, et de matières presque fluides chez *Limax cinereus*. D'ailleurs, ainsi que l'a déjà fait remarquer Moquin-Tandon (1), la mâchoire est dépourvue de côtes et de dents chez les Limax.

Il semble donc que les modifications de structure anatomique du système nerveux en rapport avec le mode d'alimentation soient d'ordre général.

Les nerfs cérébraux sont en même nombre que dans les espèces précédentes. La distribution de ces nerfs est identique. Les différences qui existent ont trait surtout à l'épaisseur relative ou à la longueur de ces nerfs, mais ce sont là des différences accessoires.

En résumé, dans les genres *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*, le système nerveux central présente le même plan fondamental d'organisation. On trouve dans le cerveau les mêmes lobes, dans le centre asymétrique le même nombre de ganglions, dans le centre pédieux une double commissure (2). Les nerfs cérébraux

---

(1) Moquin-Tandon. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris, 1885.

(2) Si les deux ganglions pédieux étaient écartés, la double commissure qui les relie deviendrait apparente comme celle qui existe chez les Opistrobranches, avec cette différence, toutefois, que les deux commissures sont très inégales chez ces derniers, et que l'aorte passe dans leur intervalle, au lieu de passer plus en arrière, entre le centre pédieux et le centre asymétrique comme chez les Pulmonés.

M. Amaudrut signale, parmi les nerfs nouveaux qu'il décrit chez les Pulmonés, une commissure sub-cérébrale « qui suit parallèlement les connectifs cérébro-pédieux, accolée à une artère qui remonte le collier nerveux. Elle est

sont en nombre aussi constant que les douze paires encéphaliques des Vertébrés. L'étude microscopique des centres nerveux viendra confirmer les données fournies par l'analyse macroscopique.

---

située avec cette artère en avant du connectif cérébro-pédieux, entre le connectif et l'artère ; elle passe en avant des ganglions pédieux, au-dessus du gros tronc artériel qui se porte à la base du bulbe... » Il l'indique chez *Achatina panthera*, *Bulimus Funki*, *Helix aspersa*, *Nanina cambodjiencis ;* il ne la mentionne pas chez *Zonites* et il ne la trouve pas à proprement parler chez *Vaginula*. Elle doit être considérée comme une commissure particulière formée par anastomose de deux nerfs cérébroïdes. L'existence de cette commissure sub-cérébrale, dit M. Amaudrut, n'avait pas encore été trouvée chez les Mollusques pulmonés ; sa découverte est importante ; car elle permettra d'établir des rapprochements entre ce groupe et les autres. Elle détruit en même temps cette hypothèse de Von Ihering, à savoir que, chez les Mollusques pulmonés pourvus de deux comissures pédieuses, on doit regarder la postérieure comme représentant la commissure sub-cérébrale et que, chez ceux où la commissure est simple, la commissure sub-cérébrale est venue se fusionner avec la pédieuse. En effet, il existe chez le Bulime et l'Achatine deux commissures pédieuses.

Nous n'avons pas été assez heureux pour retrouver, soit dans nos dissections, soit dans nos coupes, la commissure sub-cérébrale découverte par M. Amaudrut. — *Loc. cit.*, p. 107-119.

II

ANATOMIE MICROSCOPIQUE INTERNE OU TOPOGRAPHIE CÉRÉBRALE

I. — *Remarques au sujet de l'Étude de la Topographie cérébrale chez les Gastéropodes pulmonés.*

Pour faire l'étude de la Topographie cérébrale chez les Gastéropodes pulmonés, il est utile :

1° De faire des coupes en série dans toutes les directions et principalement dans celle des nerfs. On ne suit pas facilement sur un grand nombre de coupes un faisceau nerveux intraganglionnaire, s'il est coupé transversalement;

2° De faire des colorations intenses des cylindre-axes, de manière à les reconnaître, lors même qu'ils seront séparés de leur cellule d'origine. Les méthodes de Heidenhain et de Viallanes sont celles qui donnent, à ce point de vue, les meilleurs résultats;

3° Enfin, de dessiner les coupes d'une bonne série sur du papier épais, que l'on découpe ensuite, autour de chaque dessin, en vue de la reconstitution d'un modèle grossi du ganglion considéré. Le modèle ainsi obtenu, avec des sections bien orientées, que l'on peut d'ailleurs séparer pour l'étude, donnent d'emblée une bonne idée de l'organisation cérébrale, en permettant de délimiter d'un coup d'œil les masses ganglionnaires et de voir les principaux faisceaux nerveux qui se rendent à ces masses ou qui se dirigent dans les nerfs périphériques. Il suffit ensuite de jeter les yeux sur le modèle pour reconnaître immédiatement la position et l'orientation de toutes les coupes pratiquées ultérieurement. C'est dans ces conditions également qu'on se rend facilement compte des différences d'aspect que présentent les coupes d'une même région suivant qu'elles ont

été faites dans tel ou tel sens, et c'est ce qui empêche d'admettre bien souvent l'existence de variations d'un type à l'autre, comme on y serait porté par les premières recherches.

Pour donner aux études de Topographie cérébrale une précision très grande, il faudrait pouvoir compter toutes les cellules du cerveau et connaître le trajet et la terminaison de tous les cylindre-axes. C'est un travail auquel il ne faut pas songer chez les Gastéropodes, bien que leur système nerveux offre une organisation très simple. Mais cela n'est pas nécessaire pour connaître le plan fondamental du cerveau dans un groupe quelconque. Il suffit de reconnaître les dispositions anatomiques essentielles et de voir sur quels types elles se retrouvent, en tenant compte des variations dans la plus juste mesure.

Malgré que les recherches soient limitées à la découverte des parties fondamentales de l'organisation, elles n'en sont pas moins d'une difficulté extrême et la période de tâtonnement est si longue qu'on n'a pas de résultats en rapport avec la peine que l'on prend. Mais dès qu'on a débrouillé avec certitude le premier type d'une série, on peut étudier les autres avec plus de rapidité, d'autant que le plan du système nerveux varie très peu d'un individu à l'autre dans une même série. C'est ainsi que l'organisation cérébrale interne est fondamentalement la même dans les genres *Helix*, *Arion, Zonites* et *Limax*. Cette similitude d'organisation est telle, ainsi que nous l'avons fait remarquer en étudiant la fixité et la symétrie du système nerveux, que certaines cellules, à caractères spéciaux, se retrouvent, avec la même forme et dans la même position, chez les quatre genres précités. L'étude que nous allons faire de la Topographie cérébrale va nous montrer néanmoins que le cerveau, malgré son invariabilité pour certaines cellules, présente des variations qui permettent, non seulement de caractériser chaque genre, mais de fixer le degré de parenté de chacun d'eux.

II. — *Topographie interne du cerveau d'*Helix.

On doit distinguer dans le cerveau d'*Helix* trois régions déjà entrevues par l'Anatomie externe :

1° Une région antérieure, région protocérébrale ou *Protocérébron ;*

2° Une région médiane, région mésocérébrale ou *mésocérébron;*

3° Et une région postérieure ou *postcérébron.*

Ces trois parties existent dans chaque ganglion cérébroïde. La commissure sus-œsophagienne réunit les parties de droite avec celles de gauche.

Nous étudierons successivement le protocérébron, le mésocérébron, le postcérébron, les connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral, la commissure transverse sus-œsophagienne et les nerfs cérébraux.

Cet exposé paraîtra un peu aride et sera peut-être difficile à suivre. Nous n'avons pas donné une figure schématique d'ensemble, craignant de faire, ainsi qu'on l'a dit pour les schémas de topographie nerveuse, un « édifice de construction fragile. » Mais nous espérons que l'étude des genres *Arion, Zonites* et *Limax,* dont les dessins complètent ceux d'*Helix,* faciliteront la compréhension générale des parties précitées.

Protocérébron. — Le Protocérébron est cette saillie blanchâtre qui se voit, à l'ouverture du dos de l'animal, de chaque côté du cerveau. Il correspond, comme nous l'avons vu, au *lobule de la sensibilité spéciale* décrit par M. Sicard dans le Zonites et par M. Joyeux-Laffuie dans l'Oncidie et à la division II de Böhmig chez *Helix pomatia.*

Le Protocérébron comprend les parties suivantes :

1° Une agglomération de petites cellules à noyau sphérique, cellules chromatiques ou cellules du type II, pl. I, II et III, fig. 1-45, *Cg.* Pour pouvoir la désigner commodément, nous lui donnons le nom de *couronne* des petites cellules à noyau sphérique, *couronne* des cellules chromatiques ou des cellules du type II ;

2° Une masse de substance ponctuée, fine et homogène, adjacente aux cellules précédentes, pl. I, fig. 3-11, 18-22 et pl. II, fig. 26 et suivantes, *mt.* Par analogie avec les noms créés chez les Arthropodes, nous la désignons sous le nom de *masse médullaire terminale.* En dehors de celle-ci se trouvent deux autres petites masses de substance ponctuée également différenciées que nous désignons aussi sous le nom de masses médullaires, ce sont :

3° La *masse médullaire interne,* pl. II, fig. 33, 39 et suivantes, *mi;*

4° La *masse médullaire externe,* pl. II, fig. 39 et suivantes, *me.*

Les fig. 33, 39 et suivantes de la pl. II sont orientées de telle façon que l'on peut voir en même temps les différentes parties constituantes du Protocérébron, *Cg*, *mt*, *mi* et *me*.

Böhmig a étudié la région protocérébrale d'*Helix pomatia* sous le nom de division II, bien qu'elle soit tout à fait antérieure et distincte des autres. Il la compare à un ellipsoïde en indiquant la topographie exacte des petites cellules et de la substance ponctuée terminale. Qu'on considère le Protocérébron comme un ellipsoïde ou comme un ovoïde à sommet interne, on peut le partager en deux parties égales d'aspect différent. La partie externe est exclusivement constituée par la couronne des petites cellules chromatiques, dont la saillie augmente progressivement de dedans en dehors. La partie interne est constituée par la masse médullaire terminale qui n'est nullement recouverte par des cellules et qui est, par conséquent, en contact direct avec le névrilème externe.

Ce sont les prolongements fins et grêles des petites cellules chromatiques à enveloppe protoplasmique mince qui forment presque en totalité la trame de cette masse médullaire.

Les cellules chromatiques, malgré qu'elles forment un amas dense et serré, ne paraissent pas disséminées au hasard. Elles sont disposées en traînées rayonnantes et convergent régulièrement vers la masse médullaire terminale. Les cylindre-axes, au lieu de pénétrer isolément, se réunissent parfois en faisceaux et deviennent ainsi les axes de véritables grappes de cellules, comme si cette disposition avait pour but d'établir une harmonie fonctionnelle entre les groupements cellulaires. Ces dispositions ont été parfaitement vues par Böhmig. Les grappes cellulaires lui donnent l'image pittoresque d'un ballon avec la nacelle suspendue : « So dass ein Gebilde entsteht, welches einem Luftballon mit anhängender Gondel gleicht (1). »

Les deux moitiés de l'ovoïde protocérébral sont en rapport sur la ligne médiane et à la partie supérieure avec les faisceaux émergents des nerfs tentaculaires dont les fibres croisent perpendiculairement les cylindre-axes fins émanant de la couronne chromatique, pour aller se jeter ensuite dans la substance ponctuée terminale. Pl. I, fig. 3.

(1) Böhmig. *Loc. cit.*, p. 19.

A l'extrémité inférieure de la couronne correspondant au point d'implantation du Protocérébron, les cellules chromatiques se mêlent aux cellules de la région mésocérébrale, qui sont petites à ce niveau; mais elles atteignent progressivement une taille plus grande; elles sont inégales entre elles, et c'est ce qui fait que la ligne de démarcation est toujours facile à établir avec les cellules du type II, qui sont toutes semblables. Pl. I, fig. 19-22, et Pl. II, fig. 29.

Il est important de noter que les cellules de la partie postéro-externe de la couronne chromatique envoient un faisceau fibrillaire dans la région mésocérébrale, au niveau de la zone de terminaison du nerf de l'otocyste, Pl. I, fig. 18, *z*.

Dans les coupes très obliques qui ne prennent qu'un côté du cerveau, telles que celles de la série A, pl. I, fig. 1-14, on ne voit d'abord que les cellules de la couronne, fig. 1 et 2.

Dans les coupes suivantes, fig. 3 et 4, on voit apparaître la masse médullaire terminale (*m t*) coupée suivant son grand axe. A mesure que l'on gagne la profondeur du cerveau, cette masse paraît se dédoubler en dedans, et c'est ainsi que les masses médullaires externe (*m e*) et interne (*m i*) se dessinent à leur tour, fig. 5, 6, 7 et 8. Il en est de même pour les coupes plus ou moins obliques de la série C, fig. 18-22, de la série D, fig. 23-28, de la série E, fig. 29-31, et de de la série F, fig. 32.

Dans les coupes symétriques comprenant à la fois les deux ganglions sus-œsophagiens, les différentes parties du Protocérébron se révèlent presque en même temps, série G, fig. 33, série K, fig. 34-45.

Les masses médullaires interne et externe ne sont pas aussi volumineuses ni aussi régulières de forme que la masse médullaire terminale.

La masse médullaire interne (*m i*) se continue suivant le grand axe de la masse médullaire terminale, Pl. VIII, fig. 9-11. Elle se présente sous la forme d'un coin qui diminue insensiblement d'épaisseur jusqu'au niveau de son point d'implantation, à l'origine de la commissure. Au point d'union de la masse médullaire interne et de la masse médullaire terminale, la trame fibrillaire est moins serrée et forme comme une ligne claire qui sert de démarcation. En dessous, elle est moins nettement limitée, en ce sens qu'elle se confond progressivement avec la substance ponc-

tuée de la région mésocérébrale, qui est plus épaisse et plus grossière. Elle reçoit au pôle interne des fibres nerveuses venant des cellules latérales, situées à la base du Protocérébron, pl. II, fig. 42 (*f m i*) et en même temps de nombreuses fibres commissurales ou d'associations dont la cellule d'origine est du côté opposé. Elle est séparée de la masse médullaire externe par une trame fibrillaire très lâche et très grêle, et en même temps par un petit groupe de cellules chromatiques ou *cellules intermédiaires*, Pl. I, fig. 9 et 22, pl. II, fig. 33 et suivantes (*c i*).

La masse médullaire externe est moins nettement circonscrite aux deux extrémités. L'extrémité antérieure concave a la forme d'un calice où s'enchasse en partie la masse médullaire terminale. Cette disposition est représentée Pl. I, fig. 6. Le bord interne du calice se met en rapport avec le nerf péritentaculaire interne, Pl. I, fig. 4, le bord externe se prolonge du côté de la face supérieure, dans le sillon qui sépare la masse médullaire terminale et la couronne chromatique jusqu'à la sortie du nerf péritentaculaire externe (*n l e*), Pl. I, fig. 1-10. Cette remarquable disposition ne semble devoir exister que pour établir une har monie parfaite entre la sensibilité générale (Nerfs péritentaculaires) et la sensibilité spéciale (Nerf tentaculaire).

L'extrémité postérieure se confond en avant avec la masse médullaire interne en circonscrivant l'espace occupé par les petites cellules intermédiaires, Pl. II, fig. 40, *mi, me, ci.* Elle reçoit en arrière les nombreuses fibres terminales des connectifs viscéral et pédieux, et celles du nerf stomato-gastrique, Pl. II, fig. 32, *r s.* Elle contracte, en outre, les rapports les plus immédiats avec la masse de substance ponctuée relativement fine qui correspond au point d'émergence du nerf labial médian (nerf du petit tentacule) et du nerf labial externe (nerf gustatif), et forme la clef de voûte d'une sorte de boutonnière absolument caractéristique, dans laquelle les faisceaux nerveux destinés au grand et au petit tentacules s'entrecroisent entre eux, comme nous le verrons, et avec un faisceau commissural, Pl. I, fig. 6 et 7, *bot.*

Mésocérébron. — Le mésocérébron (région moyenne du cerveau) est très nettement séparé du Protocérébron. Les limites qu'il présente en arrière ne sont pas aussi distinctes. Il se confond insensiblement avec le Post-cérébron.

Le mésocérébron comprend :

1° La *masse ganglionnaire commissurale*, qui donne naissance au *faisceau pyramidal direct;* 2° la *masse ganglionnaire corticale*, qui forme le *faisceau pyramidal croisé*, et 3° la *masse des cellules latérales,* à prolongements commissuraux droits.

La masse ganglionnaire commissurale est constituée par de volumineuses cellules dont les principaux prolongements convergent pour former un faisceau qui se rend, en traversant la région basilaire du protocérébron, dans le connectif cérébro-pédieux. Les fibres du faisceau s'écartent en rayonnant pour rejoindre les cellules d'origine qui forment comme la base d'une pyramide au devant de la commissure. Nous avons donné à ce faisceau remarquable le nom de *faisceau pyramidal direct.* Fig. 2 du texte, Pl. I et pl. II, fig. 33, *mc* et *fpd.*

En dedans des grosses cellules pyriformes, qui forment le faisceau pyramidal direct, on trouve de petites cellules dont quelques prolongements suivent le faisceau pyramidal, Pl. II, fig. 33, *c p*, et dont les autres se dirigent, soit dans la masse médullaire externe en s'entrecroisant avec les fibres des *cellules latérales* qui se rendent dans la masse médullaire interne, Pl. II, fig. 42, *fmi*, soit dans la trame fibrillaire correspondant à la sortie du nerf labial médian.

La masse commissurale a été désignée à tort comme un ganglion (P. Fischer) ; car, elle ne présente pas de substance ponctuée centrale.

En continuité avec la masse commissurale, immédiatement en arrière du protocérébron, les cellules de l'écorce postérieure du cerveau forment la base d'une nouvelle pyramide dont le sommet est constitué par le faisceau de cylindre-axes qui émanent d'elles. Le faisceau de ces cylindre-axes passe dans la commissure pour se rendre dans le ganglion du côté opposé. Nous l'avons étudié en détail sous le nom de *faisceau pyramidal croisé* (1), Pl. II, fig. 34-40. On voit que le faisceau n'a pas été coupé suivant sa courbe ; aussi faut-il le suivre sur plusieurs coupes successives.

A la base du protocérébron et tout à fait en dehors, dans

---

(1) Voir p. 110. Origine directe des nerfs.

l'espace qui domine la voûte des deux connectifs, se trouve *la masse des petites cellules latérales* à prolongement commissural; quelques unes des fibres qui en émanent s'entrecroisent en formant une légère courbe avec celles qui se distribuent à la masse médullaire interne dont les cellules d'origine sont situées plus bas, Pl. II, fig. 42, *fmi*. Les autres situées au niveau même de la commissure suivent un trajet rectiligne pour pénétrer dans cette dernière.

Post-cérébron. — Le *Post-cérébron* se partage naturellement en deux lobes secondaires correspondant, l'un au connectif cérébro-viscéral, l'autre au connectif cérébro-pédieux. Les cellules qui forment l'écorce de ces lobes sont moins volumineuses que les cellules de la masse ganglionnaire commissurale et celles de la masse ganglionnaire corticale. Pl. II, fig. 33-40, *mc, fpc, lv, lp.*

Les deux lobes sont réunis entre eux par des faisceaux nerveux. Le lobe viscéral envoie notamment un faisceau important qui passe dans le lobe pédieux pour constituer certaines fibres descendantes du connectif antérieur. Ce faisceau est à peine représenté, Pl. II, fig. 43, au niveau du croissant d'union des deux lobes *lv* et *lp*.

Le lobe viscéral fournit, comme nous le verrons plus loin, des faisceaux aux nerfs tentaculaire, péritentaculaire externe et péritentaculaire interne labial médian et labiale externe.

Le lobe pédieux fournit plus particulièrement les faisceaux des nerfs labial interne et stomatogastrique.

Le nerf pénial traverse le lobe pédieux.

Les cellules qui ne participent pas à la formation des nerfs envoient leurs fibres, soit dans la commissure, soit dans les connectifs. La position de ces cellules est déterminée de la manière suivante : les cellules qui sont à la partie supérieure des lobes, au voisinage de la commissure, envoient leurs prolongements de haut en bas du côté des connectifs; les cellules qui sont à la partie inférieure envoient leurs prolongements en sens inverse, dans le même faisceau qui présente dès lors des fibres centripètes et des fibres centrifuges juxtaposées. Pl. IV, fig. 68 (côté droit : les cellules sont placées en dedans du connectif, *ccv*).

C'est à la partie antérieure du lobe pédieux que se trouvent les cellules géantes, *cs*, qui ont particulièrement attiré notre

ttention au sujet de la fixité et de la symétrie des éléments nerveux. Le corps cellulaire fait une énorme saillie à la face inférieure du cerveau. Le prolongement d'origine se dirige vers le centre du ganglion ; il se divise en deux branches collatérales dont l'une se ramifie dans le lobe pédieux, tandis que l'autre forme un rameau commissural que l'on peut suivre jusqu'au lobe opposé (1).

Connectif cérébro-viscéral. — Le connectif cérébro-viscéral est constitué par des fibres nerveuses ascendantes et descendantes. Les fibres ascendantes ont leurs cellules d'origine dans le centre asymétrique. A leur entrée dans le cerveau, elles se partagent en deux faisceaux : Le faisceau interne, le plus important, se jette dans la commissure sus-œsophagienne pour aller rejoindre les ganglions du côté opposé, en suivant son bord postérieur ou supérieur. Le faisceau externe perd ses fibrilles dans la masse médullaire externe.

La fig. 35, pl. II, montre à gauche la division du connectif en deux faisceaux. Le faisceau externe est d'une observation délicate parce qu'il est masqué presque au même niveau par un faisceau commissural descendant dont les cellules originelles sont à la base du Protocérébron (premières cellules de la masse latérale). Fig. 36, 37, 38, côté gauche et Pl. IV, fig. 80-82.

Aux fibres propres du connectif cérébro-viscéral s'ajoutent des fibres d'association dont la cellule d'origine est à la base du lobe cérébro-viscéral. Elle peut se trouver aussi, mais rarement, le long du connectif lui-même dans son trajet extra-cérébral. Les fibres descendantes ont leur origine dans les cellules supérieures de l'écorce ganglionnaire corticale qui se confondent en dedans avec les cellules de la masse ganglionnaire commissurale, Pl. I, fig. 10 et 11, Pl. III, fig. 56 et Pl. IV, fig. 68.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les fibres du connectif cérébro-viscéral s'engagent, en pénétrant dans la commissure, dans l'espace que circonscrivent les faisceaux ascendants antérieur et postérieur du nerf tentaculaire, Pl. III, fig. 80-83. Ces dernières figures appartiennent à *Zonites*, mais les premières coupes de la série G d'*Helix aspersa*, qui sont orientées dans le

---

(1) Voir p. 93. Fixité et symétrie des éléments nerveux.

même sens sont à peu près identiques. Nous n'avons pu reproduire que la fig. 33 de cette série, Pl. II.

Connectif cérébro-pédieux. — Comme le connectif postérieur, le connectif antérieur ou pédieux est constitué par des fibres nerveuses ascendantes et descendantes. Les fibres ascendantes ont leur origine dans les ganglions pédieux. Elles sont accompagnées par des fibres d'association nombreuses dont les cellules se trouvent à la base du lobe pédieux et le long du connectif lui-même. Celui-ci est parfois entouré d'un manchon cellulaire. Cette abondance des cellules d'association autour du connectif cérébro-pédieux contraste avec la rareté de celles qui existent dans le connectif cérébro-viscéral. Les cellules qui sont au voisinage des centres pédieux ont des fibres ascendantes; les cellules qui sont au contraire au voisinage du lobe cérébral ont des fibres descendantes. Les éléments cellulaires sont ainsi étagés de distance en distance et dans des directions inverses sur une même voie de communication. Les fibres descendantes sont en majeure partie constituées par le faisceau pyramidal direct, Pl. III, fig. 44, et Pl. II, fig. 33, *fpd*.

Le connectif cérébro-pédieux se divise aussi dans le cerveau en deux faisceaux, un faisceau interne qui vient former la partie antérieure ou inférieure de la commissure et un faisceau externe qui entre en relation avec la partie postérieure et profonde de la masse médullaire externe.

Commissure transverse sus-œsophagienne. — On peut déjà entrevoir la constitution de la commissure transverse sus-œsophagienne. Elle est constituée en avant par les fibres ascendantes du connectif cérébro-viscéral. A ces fibres sont adjointes d'autres fibres nerveuses émanant directement des cellules propres des ganglions cérébroïdes correspondants et dont les cellules d'origine sont situées, comme nous pouvons déjà le deviner, d'après les règles de position des cellules, dans les limites inférieures des lobes viscéral et pédieux. Dans la région médiane de la commissure, il faut comprendre le faisceau pyramidal croisé et les faisceaux transverses des cellules latérales. Les masses médullaires internes paraissent être des centres importants d'association des deux ganglions cérébroïdes, la masse médullaire interne d'un côté recevant de nombreuses terminales de cylindre-axes du côté opposé.

NERFS CÉRÉBRAUX. — ORIGINE RÉELLE

Première paire. — *Nerfs tentaculaires ou nerfs olfactifs.* — Les nerfs tentaculaires sont en grande partie constitués par deux faisceaux centrifuges remarquables que nous désignons, en raison de leur situation, l'un sous le nom de faisceau ascendant postérieur ou supérieur et l'autre sous le nom de faisceau ascendant antérieur ou inférieur.

Ces deux faisceaux ont leurs cellules d'origine dans le lobe cérébro-viscéral. Les coupes obliques de la série D, fig. 23-28 et de la série E. fig. 29-31, Pl. II, *fp*, *fa*, ont été orientées de manière à pouvoir les suivre dans le sens de leur longueur.

Les coupes 24, 25, 26 permettent de se rendre compte du trajet du faisceau postérieur, *fp;* on le voit entrer dans le nerf tenta culaire *nt*, fig. 24. On ne saisit plus cette continuité, fig. 25, mais on voit l'anse qu'il forme au devant du connectif cérébro-viscéral. Dans la fig. 26, il contourne encore le connectif pour aller rejoindre les cellules qui sont au-dessous et en avant. Si le rasoir avait pu être incliné à ce moment pour enlever toute l'écorce ganglionnaire *lv*, on aurait vu avec une netteté parfaite la continuation des fibres du faisceau avec les cellules antéro-internes du lobe cérébro-viscéral. Dans les coupes obliques, fig. 2 et suivantes, qui sont plus transversales et entament plus vite la masse médullaire terminale, le faisceau postérieur est plus difficile à suivre. Pris dans sa longueurau point de sortie-fig. 2, il est coupé en travers à mesure qu'on approche du point d'origine, Fig. 5, 6, 7, *fp*. C'est l'inverse qui aurait eu lieu, fig. 29, si la coupe avait porté plus profondément.

Le faisceau ascendant est nettement visible dans la partie terminale de son trajet intra-cérébral, fig. 24 et 25. Il est coupé en travers, fig. 26, 27 et 28, parce qu'il s'engage à ce niveau entre les lobes pédieux et viscéral pour aller rejoindre les cellules antéro-externes qui forment l'écorce ganglionnaire de ce dernier. Mais les coupes des fig. 30 et 31 sur lesquelles, quoique l'orientation générale soit la même, les lobes viscéral et pédieux sont entièrement amputés, on peut suivre le faisceau *fa* jusqu'aux cellules originelles. Le faisceau est croisé

à sa naissance par le faisceau intra-cérébral du nerf labial externe ou nerf gustatif dont on voit les cellules constituantes, fig. 29, *lv*, *cle*, alors qu'un peu plus loin les fibres de ce dernier nerf sont déjà séparées de leur cellules, fig. 30 et 31. Le même faisceau croise à son point d'émergence dans la *boutonnière,* les faisceaux transverses du nerf labial médian, *nlm*, ou nerf du petit tentacule. Cette boutonnière attire vivement l'attention sur les coupes obliques légèrement transversales dans lesquelles le faisceau cesse d'être pris dans sa continuité, fig. 6 et 7, *bot.* Elle existe avec les mêmes caractères dans les genres *Arion*, *Zonites* et *Limax* et elle suffit à elle seule pour caractériser l'organisation du cerveau de ces animaux. C'est ainsi que dans les rares dessins qu'à donnés Böhmig, on la trouve figurée, sans que cet auteur ait essayé d'en expliquer la constitution. Il faut noter que dans la boutonnière, où s'entrecroisent d'une façon si remarquable les faisceaux des tentacules supérieur et inférieur, il y a également un faisceau commissural qui la traverse. Pl. I, fig. 21, 22, *ftr*. Ce faisceau dont les cellules d'origine sont pour la plupart dans la masse latérale du ganglion correspondant, sauf pour les terminales qui sont dans le ganglion opposé, est à la fois perpendiculaire au faisceau ascendant du nerf tentaculaire et aux fibres transverses du nerf labial médian, ainsi que cela ressort de l'orientation différente des coupes que nous avons figurées.

Les faisceaux ascendants antérieur et postérieur sont séparés à leur base comme pour laisser passer dans leur intervalle le faisceau commissural du connectif cérébro-viscéral. Ils se rejoignent au-delà de la boutonnière pour constituer la majeure partie des fibres du nerf du gros tentacule. Pl. II, fig. 25 et 26. Celui-ci traverse à la partie supérieure le sillon que forment par leur union la couronne chromatique et la masse médullaire terminale. Il semble qu'à ce niveau la substance ponctuée s'écoule dans le nerf. Cependant on constate une différence entre l'épaisseur des fibres nerveuses proprement dites et les fibrilles de la substance ponctuée. Il est probable, toutefois, que certaines fibres terminales grêles des connectifs pédieux et viscéral ou de la commissure continuent leur trajet jusqu'au ganglion terminal. Nous savons que les prolongements des cellules chromatiques paraissent se résoudre en pinceau

dans les masses médullaires. Ces considérations suffisent à montrer que la constitution du nerf olfactif est différente de celle que l'on supposerait devoir exister au premier abord. Car, où l'on devrait trouver des fibres centripètes, on trouve surtout des fibres centrifuges.

Deuxième paire. — *Nerfs optiques.* – S'il est une origine nerveuse difficile à établir, c'est bien celle du nerf optique. Böhmig ne paraît pas le séparer du nerf tentaculaire.

Du pôle supérieur de la masse médullaire terminale, d'après cet auteur, sort le nerf de l'omatophore qui fournit les fibres nerveuses au tentacule et à l'œil. « Aus diesem Punctsubstanzballen geht nur ein Nerv hervor, der nervus ommathophorus, welcher den Grossen Taster und das Auge versorgt; er verlässt ihn am oberen Pol. »

Ce n'est qu'en multipliant les coupes à l'infini que nous avons fini par trouver le véritable mode de terminaison de ce nerf. La difficulté réside dans ce fait que l'on peut confondre les fibres du nerf optique, soit avec celles du nerf tentaculaire, soit avec celles du nerf péritentaculaire externe, à la sortie du cerveau. (Pl. I, fig. 18). En outre, il faut être sûr que les fibres que l'on examine au-delà du cerveau vont bien dans le tentacule et répondent à celles qui forment le nerf optique. Les animaux les plus favorables pour cette étude sont le Zonites et le Limax. Chez *Limax*, on peut couper à la fois les tentacules et le cerveau, sans que les coupes soient sensiblement agrandies à cause du peu de longueur des tentacules et de leur rapprochement provenant de l'union qu'ils contractent avec le névrilème cérébral.

Les coupes de la série D (Pl. II, fig. 23 et 24) sont heureusement orientées dans la direction du nerf optique. Le fin paquet fibrillaire *nop* qui occupe la partie la plus postérieure du cerveau, en arrière du nerf olfactif proprement dit, répond au nerf optique qui vient se terminer en réalité dans le mésocérébron, sur le plancher de substance ponctuée qui recouvre les deux connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral. C'est à ce niveau qu'aboutiront également dans une direction inverse les fibres du nerf de l'otocyste *not*.

Nous nous demandions au début de nos recherches si le protocérébron n'était pas en réalité un ganglion optique compa-

rable à celui qui existe chez les Arthropodes. Ce mode de terminaison que nous avons pu observer avec certitude, nous a fait changer d'idée. Nous savons simplement que dans cette zone de substance ponctuée de la partie postérieure du mésocérébron aboutit un faisceau fibrillaire descendant de la couronne chromatique. On voit ce dernier faisceau en partie coupé Pl. I, fig. 18, *z*. Vers cette zone rayonnent en même temps toutes les cellules circonvoisines. Il en est quelques unes même, à la limite de la zone de terminaison, qui atteignent un volume considérable, alors que les cellules contiguës externes sont relativement petites. Et c'est l'inverse qui devrait avoir lieu, puisque les cellules les plus petites sont ordinairement les plus internes. Pl. III, fig. 53. La partie supérieure de cette zone est masquée par des fibres de toute sorte et par les faisceaux ascendants tentaculaires. Aussi, nous n'avons pas pu observer à ce niveau les branches de bifurcation propres au nerf optique qui doivent se trouver plus profondément que celles du nerf acoustique. Cette zone, en dehors même de sa position en arrière du Protocérébron et au-dessus des deux lobes du Post-cérébron, peut être mise en communication avec le côté opposé par une multitude de cylindre-axes ayant les origines les plus diverses : cylindre-axes intrinsèques, cylindre-axes des connectifs, cylindre-axes commissuraux. Elle doit représenter, par conséquent, un centre réflexe des plus importants.

Troisième paire. — *Nerfs péritentaculaires externes.* — Près de la sortie des nerfs olfactifs, immédiatement au dessous de ces derniers et du nerf optique qui est tout à fait postérieur, on voit sortir les nerfs péritentaculaires externes comme de simples branches des nerfs tentaculaires. Leurs fibres proviennent essentiellement des cellules du lobe viscéral. Ce sont des cellules identiques à celles qui forment les faisceaux ascendants du gros tentacule. Leurs fibres constituantes, les plus nombreuses, accompagnent le faisceau ascendant postérieur. De plus, la masse médullaire externe semble s'étirer pour entrer dans le nerf péritentaculaire correspondant au même degré que la masse médullaire terminale par rapport au nerf tentaculaire proprement dit. Pl. I, fig. 18-21, *npe*.

Quatrième paire. — *Nerfs péritentaculaires internes.* — Ce sont encore des cellules du lobe viscéral qui viennent constituer ce

nerf si semblable au précédent. Les fibres qui le constituent accompagnent également les faisceaux ascendants. Les plus nombreuses passent à travers la boutonnière au niveau de laquelle elles se courbent pour se porter en avant dans l'épaisseur de la masse médullaire interne avec laquelle elles contractent les mêmes relations que les fibres du nerf péritentaculaire externe avec la masse médullaire externe. Ce nerf est vu à la sortie de la boutonnière, fig. 20-21, *npi*. C'est à la sortie de ce nerf qu'on trouve toujours une cellule volumineuse, *cs*, seule de son espèce, envoyant son prolongement à travers la boutonnière pour aller se perdre dans le connectif cerebro-viscéral, en même temps qu'elle donne un rameau accessoire pour la partie postérieure de la commissure. Du côté opposé, on trouve une cellule symétrique, identique et adaptée sans doute à la même nécessité physiologique; nous l'avons désignée sous le nom de cellule satellite du nerf péritentaculaire interne.

La disposition des nerfs péritentaculaires est telle qu'ils forment comme une espèce de cadre au nerf tentaculaire proprement dit. Les masses médullaires interne et externe, avec lesquelles ils sont en rapport immédiat, circonscrivent la masse médullaire terminale qui correspond de préférence au point d'émergence des nerfs tentaculaires. D'un autre côté, ces mêmes nerfs se rendent sur les pourtours de la calotte tentaculaire et environnent ainsi de tous côtés le nerf olfactif, en même temps d'ailleurs que le nerf optique, comme pour établir une harmonie parfaite entre la sensibilité générale et la sensibilité sensorielle.

Cinquième paire. — *Nerfs de l'otocyste.* — Nous avons déjà insisté sur la terminaison intracérébrale du nerf de l'otocyste dans nos recherches histologiques. La bifurcation en Y des cylindre-axes centripètes émanant des cellules bipolaires de l'otocyste s'observe facilement parce qu'elle se produit à leur entrée dans le mésocérébron. Il y a lieu de faire remarquer, en outre, que les cylindre-axes de ce nerf sensoriel sont plus gros que ceux du nerf optique au niveau de la zone de terminaison; de plus, celle-ci n'est en rapport avec aucun nerf sur le côté postéro-externe.

Remarques sur le *lobule de la sensibilité spéciale.*

Nous connaissons maintenant la constitution et l'origine des nerfs de la sensibilité spéciale pour lesquels on a admis une [illegible] cérébrale. Nous croyons que les données qui précè[illegible] que le protocérébron est en grande [illegible] des nerfs sensoriels. On doit le considérer [illegible] me un *lobule de la sensibilité spéciale duquel partiraient les nerfs olfactif, optique et acoustique*, qu'il n'y a peut-être pas dans ces nerfs une seule fibre constituante provenant des cellules de la couronne chromatique. Si les terminaisons des nerfs optique et acoustique convergent vers un même point du mésocérébron, les terminaisons olfactives ont lieu principalement, comme nous l'avons montré, dans les ganglions terminaux des tentacules où elles sont en contact avec les fibres terminales des faisceaux ascendants qui établissent la relation cérébrale. S'il existe un petit nombre de fibres olfactives venant de l'extrémité des tentacules jusqu'au cerveau, en relation peut-être, avec quelques-unes des cellules bipolaires de Retzius (nous n'avons aucune raison pour ne pas admettre l'existence de ces fibres, du moins par analogie, puisque nous savons que dans les faisceaux intraganglionnaires, des fibres nerveuses juxtaposées peuvent avoir des trajets inverses), ces fibres olfactives elles-mêmes dépasseront les limites du protocérébron pour venir rejoindre la zone d'association des deux autres nerfs.

Sixième paire. — *Nerf labial interne.* — Sur des coupes obliques telles que celles de la série A, pl. I, fig. 12-13, passant immédiatement en arrière du protocérébron, on saisit nettement les origines du nerf labial interne. Dans la figure 12, le nerf *n li* émerge à la partie antérieure et médiane du mésocérébron, en dehors du pied de la masse médullaire interne *m i*. Son trajet est parallèle à l'axe du corps. La figure 13 reproduit à peu près la même disposition. La coupe suivante, fig. 14, montre que ce nerf a deux racines qui se trouvent l'une et l'autre dans le lobe cérébro-pédieux au voisinage, mais en dehors, de la cellule géante symétrique *Cs*. Ce même rapport entre le nerf *Nli* et la

cellule *Cs*, se trouve de nouveau représenté pl. III, série K, fig. 46 et série L, fig. 49.

Ce sont les cellules antérieures et postérieures du lobe cérébro-pédieux qui entrent dans la constitution du nerf labial interne. La branche antérieure est en rapport avec la trame de substance ponctuée de la partie antérieure du mésocérébron. En raison de sa terminaison aux lèvres et au tégument, dans l'intervalle des tentacules supérieur et inférieur, il y a lieu de supposer que le nerf labial interne est un nerf mixte, à la fois moteur et sensitif. Les branches de division sont de plus en plus grêles et se terminent par des pointes libres extrêmement fines, sans qu'il y ait aucune agglomération cellulaire en un point quelconque de leur trajet, ainsi que cela a lieu pour les nerfs de sensibilité spéciale.

Septième paire. — *Nerf labial médian.* — Dans les coupes obliques de la série A, pl. I, fig. 5-8, de la série D, fig. 23-28 et de la série E, fig. 29-31, pl. I et II, dont l'orientation varie insensiblement pour chaque série de haut en bas (à peu près parallèles à l'axe du corps, série A, elles deviennent presque tranversales, série E), on entrevoit assez nettement les origines du nerf labial médian. On remarque qu'il entre dans la constitution de ce nerf deux faisceaux *Fts*, *fli* obliquement dirigés d'arrière en avant suivant la ligne d'union des lobes du Protocérébron. Ces faisceaux sont réciproquement perpendiculaires aux faisceaux ascendants antérieur et postérieur des nerfs tentaculaires ainsi qu'au faisceau commissural transverse qui passe aussi dans la boutonnière et qu'on ne saisit pas dans les coupes indiquées, parce qu'il est coupé en travers et séparé des cellules originelles.

Les deux faisceaux s'unissent pour constituer le nerf *nlm* qui se détache à la partie antéro-externe du lobe pédieux. Cette parenté et cette similitude d'origine des faisceaux du nerf labial médian avec ceux du nerf tentaculaire proprement dit, ne doit pas nous surprendre, puisque ce nerf fournit la branche du petit tentacule sur laquelle se greffe un amas ganglionnaire comparable, comme nous l'avons vu, au ganglion olfactif lui-même (1).

Huitième paire. — *Nerf labial externe.* — Ce nerf offre des

(1) Voir : *Observations histologiques*, p. 88.

connexions intimes avec les faisceaux nerveux du grand et du petit tentacule qui sont des organes de sensibilité spéciale. Dirigé obliquement d'arrière en avant sur la ligne qui unit le lobe viscéral postérieur au lobe pédieux antérieur, il quitte le cerveau au même niveau que le nerf *Nlm*, au-dessous duquel il est immédiatement placé. Ses cellules d'origine, encore situées dans le lobe viscéral, appartiennent au même groupe que celles qui fournissent les faisceaux des nerfs précédents, mais elles sont plus hautes; aussi les cylindre-axes prennent-ils une marche descendante, de manière à contracter successivement des rapports de contact avec les faisceaux *fa*, *fp*, du nerf olfactif. Pl. I, fig. 8-12 et Pl. II, fig. 29-31.

Si les cellules d'origine du nerf labial externe sont morphologiquement les mêmes que celles des nerfs olfactifs ou labiaux médians, nous savons aussi qu'il offre une terminaison qui ne manque pas de ressemblance avec celle de ces derniers.

La présence d'un ganglion terminal, avec la structure histologique et les connexions périphériques qui lui ont été reconnues, semble indiquer, par analogie, que le nerf labial externe est lui aussi un nerf de sensibilité spéciale; c'est pour cela que nous avons cru pouvoir le désigner sous le nom de nerf gustatif (1).

Neuvième paire. — *Nerfs stomato-gastriques.* — Ces nerfs présentent deux racines d'autant plus nettes qu'elles sont séparées, mais elles ne sont pas identiques. La racine antérieure est constituée par les cylindre-axes des cellules antéro-inférieures du lobe cérébro-pédieux. Celles-ci sont situées en dehors des cellules d'origine du nerf labial interne. Pl. I, fig. 13, 14 et 17, *st*.

La racine postérieure n'est pas, à proprement parler, une racine, mais plutôt la terminaison de cylindre-axes dont les cellules originelles se trouvent dans les ganglions stomato-gastriques eux-mêmes. Ces branches se bifurquent dans la région antérieure du mésocérébron pour aboutir à la base de la masse médullaire externe dans laquelle on ne peut plus les suivre. La fig. 33, pl. II, est convenablement orientée pour montrer à la fois la racine centrifuge *Rm* et la racine centripète *Rs*.

---

(1) Observations histologiques, p. 91 et 92.

Nous n'avons pas observé de relation directe entre les fibres du stomato-gastrique et les éléments constituants des centres sous-œsophagiens.

10° *Nerf pénial.*— La fig. 17, pl. I, la fig. 51, pl. III, et la fig. 99, pl. IV, montrent le nerf pénial *n p* dans une partie de son trajet. On le voit sortir sur le côté externe du lobe pédieux au-devant des nerfs labial médian et labial externe. Ce nerf relativement grêle ne paraît pas emprunter de cylindre-axes au lobe pédieux. Ceux-ci doivent provenir des cellules qui sont échelonnées tout le long des connectifs antérieurs ou même des cellules des centres pédieux. Cela permet de comprendre pourquoi ce nerf impair qui ne fait, en somme, que traverser la partie antéro-externe du lobe pédieux ne dérange nullement la symétrie cérébrale. Celle-ci est telle, comme on sait, que des cellules morphologiquement identiques se trouvent exactement à la même place, aussi bien dans le ganglion cérébroïde droit que dans le ganglion cérébroïde gauche.

La description que nous venons de faire s'applique avec de légères modifications à *Helix aspersa, Helix pomatia* et *Helix pisana.*

L'anatomie interne du cerveau offre trop peu de variabilité pour qu'on puisse saisir dans le plan fondamental de l'organisation de véritables différences spécifiques.

III. — *Topographie interne du cerveau d'*Arion (Arion rufus *L.*, A. empiricorum, *Férussac*).

L'anatomie interne du cerveau offre trop peu de variabilité, ainsi que nous venons de le faire remarquer à propos d'*Helix*, pour qu'on puisse saisir dans le plan fondamental de l'organisation des différences spécifiques. Celles-ci ne doivent être cherchées que dans des modifications de forme et de contours, et encore elles sont si peu caractéristiques qu'un anatomiste préparé d'avance pourrait confondre le cerveau d'*Helix Pomatia* avec celui d'une autre espèce, telle que *Helix aspersa* ou *Helix pisana.*

En examinant des coupes pratiquées dans les centres nerveux d'*Arion rufus*, comme celles qui sont figurées pl. II, fig. 52, 59

on est frappé de l'immense ressemblance qu'elles présentent avec celles d'*Helix*. Le protocérébron, le mésocérébron et le post-cérébron offrent le même aspect général et l'on peut remarquer que les rapports de ces régions avec les nerfs qui en partent sont identiques de part et d'autre. Et ce qui prouve encore combien le plan fondamental de l'organisation est le même dans les deux genres, c'est la position des mêmes cellules symétriques au même niveau dans chaque ganglion et au voisinage des mêmes nerfs. Fig. 57, 58, 59, 71, 72 *c s*.

Les fig. 56 et 63, Pl. III, montrent que le protocérébron chez *Arion* est constitué par une sorte de mamelon ovoïde comme celui d'*Helix*. Pl. I, fig. 6 et suivantes. Mais comme l'extrémité supérieure forme une saillie moins accentuée, il a plutôt la forme d'une cône à sommet externe, fig. 63.

Comme l'ovoïde d'*Helix*, il peut être partagé en deux parties égales, l'une externe formée par les petites cellules chromatiques ou cellules du type II et l'autre interne formée par une trame de substance ponctuée homogène. Les deux parties ont un contour également arrondi. La trame ponctuée peut, à son tour, être dédoublée en trois masses distinctes. Une masse terminale volumineuse immédiatement adjacente à la couronne chromatique *m t*, une masse médullaire externe *m e*, et une masse médullaire interne *mi*, qui viennent s'implanter dans le mésocérébron fig. 56, 63 et 70. La masse médullaire terminale correspond, comme chez *Helix*, au point d'émergence du nerf tentaculaire, *nt*; la masse médullaire externe à celui du nerf péritentaculaire externe *npe*, et la masse médullaire interne à celui du nerf péritentaculaire interne *npi*. Il est utile de retenir ce fait important que les rapports entre la couronne chromatique, les masses médullaires et les nerfs émergents, sont exactement les mêmes chez *Arion* que chez *Helix*.

Cependant, il existe de légères différences entre la région protocérébrale d'*Arion* et la région correspondante d'*Helix*. Ce sont les suivantes :

1° Les cellules chromatiques ont sensiblement une taille plus petite (6 μ. au lieu de 8 μ.). Elles sont disposées différemment puisque l'ovoïde protocérébral, comme nous l'avons vu, est moins saillant du côté externe;

2° Les masses médullaires sont constituées par une trame plus

fine que celles d'*Helix*, ce qui s'explique par le volume moindre des cellules chromatiques;

3° Les masses médullaires externe et interne sont à peine séparées et ne présentent qu'un petit nombre de cellules chromatiques intermédiaires dans l'intervalle de séparation, tandis qu'elles forment un véritable amas ganglionnaire dans le genre précédent;

4° La masse médullaire externe est moins développée. Elle se continue dans le sillon d'union des cellules chromatiques et de la substance ponctuée terminale sous la forme d'un faisceau grêle qui semble pénétrer à la fois dans les nerfs tentaculaire et péritentaculaire externe. La masse médullaire interne qui forme aussi un calice où s'enchâsse la masse médullaire terminale a une forme plus allongée et plus étroite. Fig. 63 et 70.

Ces différences qui ne modifient pas le plan de l'organisation générale sont assez accusées pour qu'à l'examen d'une coupe quelconque, on puisse distinguer facilement celle qui appartient à *Helix*, et celle qui appartient à *Arion*.

Le mésocérébron et le post-cérébron sont deux régions constantes dans lesquelles on n'observe pas de variations. La description que nous avons faite des régions correspondantes d'*Helix* pourrait être entièrement répétée chez *Arion*. Nous nous bornerons donc à passer rapidement en revue les figures qui montrent l'origine réelle des principaux nerfs et qui prouvent que l'organisation est fondamentalement la même dans les deux cas.

Les fig. 52 et 53 montrent la zone de terminaison des nerfs optique et acoustique. Comme chez *Helix*, elle est située en arrière du protocérébron, immédiatement au-dessous de l'écorce ganglionnaire du mésocérébron. Nous avons déjà dit que cette zone était un centre réflexe important, à cause des nombreuses cellules rayonnantes qui y convergent des différentes parties du cerveau. Dans les fig. 54 et 55, on voit nettement les faisceaux ascendants du nerf tentaculaire *Fa*, *fp*. Dans la fig. 55, ils s'entrecroisent avec le faisceau antérieur du nerf labial médian.

Les coupes représentées fig. 66 et suivantes qui, au lieu d'être obliques, passent parallèlement à l'axe du corps à travers les deux ganglions cérébroïdes, laissent voir, en même temps que les faisceaux ascendants, le faisceau commissural *fc*, que l'on

pourrait confondre, si l'on ne tenait compte de l'orientation, avec le faisceau supérieur du nerf labial médian.

Dans la figure 66, on voit le connectif cérébro-viscéral s'engager entre les faisceaux ascendants pour se porter en partie au-dessous du faisceau commissural. La partie profonde du connectif qui n'est pas entamée dans cette coupe ira rejoindre la masse médullaire externe.

La fig. 61 montre que quelques fibres du faisceau ascendant postérieur viennent dans le nerf péritentaculaire interne; on ne voit pas celles qui viennent du faisceau ascendant antérieur. Les cellules satellites du nerf péritentaculaire interne sont nettement représentées fig. 62.

Les fig. 57, 58 et 59 montrent les origines des nerfs *nli*, *nlm* et *nle*, de même que les cellules symétriques géantes du lobe pédieux *cs*, qui sont encore ici comme chez *Helix*, en dedans du nerf labial interne. Les cellules *cs* de la fig. 59, sont séparées de leur prolongement d'origine, mais on retrouve à une certaine distance la branche pédieuse ramifiée. On la suit jusqu'au point de pénétration de la racine centripète du nerf stomatogastrique *st*. (Celle-ci est coupée en travers et apparaît comme un point noir en arrière du nerf *nle*).

Enfin la fig. 64 représente une coupe sagittale des plus heureuses pour pouvoir suivre les fibres du nerf pénial jusque dans le connectif cérébro-pédieux. Le connectif cérébro-pédieux est remarquable par l'abondance des cellules qui l'entourent sous forme d'un manchon cellulaire. Les cellules des ganglions pédieux semblent se continuer ainsi jusqu'au cerveau, Pl. IV, fig. 68-70.

La fig. 71 montre les origines du nerf labial interne, en dehors de la cellule symétrique *Cs*. On voit en même temps que la direction du nerf est parallèle à l'axe du corps et forme un angle aigu avec les nerfs *Nlm* et *nle*, dont la direction est oblique d'arrière en avant, suivant la ligne de jonction des deux lobes du post-cérébron.

La fig. 72 montre de nouveau le nerf pénial dans ses rapports avec les nerfs *Nlm, nle*.

Il est facile de se convaincre, par l'examen de ces diverses figures, que l'organisation cérébrale et les origines nerveuses sont les mêmes chez *Arion* et chez *Helix;* comme chez ce dernier,

les nerfs labial interne, stomatogastrique et pénial sont des nerfs antérieurs par leurs relations directes avec le lobe pédieux ; tous les autres prennent naissance dans le lobe vicéral, à l'exception des nerfs sensoriels, optique et acoustique, qui trouvent leur terminaison dans le mésocérébron et dont la cellule d'origine est par conséquent extracérébrale.

IV. — *Topographie interne du cerveau de Zonites.*

En commençant nos recherches sur *Zonites,* nous eûmes la pensée que le cerveau de cet animal serait encore moins facile à distinguer de celui d'*Helix* que le cerveau d'*Arion*. Considéré autrefois comme un Helix, à cause de son aspect extérieur et de la présence d'une coquille, on pouvait supposer qu'il n'y aurait chez le Zonites que des différences de forme et de contours comme celles qui existent entre *Helix pisana*, *Helix aspersa*, etc.; cette supposition paraissait probable après l'étude du cerveau d'*Arion* dont la topographie avait été trouvée si semblable à celle d'*Helix*, quoiqu'on pût noter entre ces deux animaux les différences les plus grandes dans la forme extérieure et les caractères de la coquille (1). Aussi, bien grande fût notre surprise, quand nous examinâmes les premières coupes pratiquées dans les centres nerveux de *Zonites*. Les préparations figurées Pl. IV, série R, fig. 73-79 et série S, fig. 80-87, montrent que, si la topographie cérébrale est la même dans son ensemble que celle des genres précédents, il n'en existe pas moins des rapports différents d'organes dans la région protocérébrale. Tandis que l'on observe les mêmes dispositions anatomiques dans le mésocérébron et le post-cérébron, la même origine des nerfs et la présence des mêmes cellules fixes et symétriques, fig. 74 et 87, *cs*, on voit tout-à-coup dans la région protocérébrale un changement de rapport manifeste entre les nerfs émergents et les parties constituantes de cette région. Chez *Helix* et *Arion*, les nerfs tentaculaire et péritentaculaire externe suivent un trajet rectiligne entre la couronne des cellules chromatiques et la masse médul-

---

(1) *Arion empiricorum*. Férussac; *A. Rufus*. L. Coquille, représentée par des granulations calcaires sous le manteau.

laire terminale; chez *Zonites*, au contraire, le faisceau des deux nerfs ne va pas jusqu'au sommet du Protocérébron. Le faisceau coupe la masse terminale en deux et offre, par conséquent, des connexions moins étendues, du moins en apparence, avec l'amas des petites cellules du type II. La masse médullaire externe s'entre-croise profondément de la même manière avec les masses médullaires terminale et interne, qui sont en continuité l'une de l'autre. Ce changement de rapport entraîne un rapprochement considérable entre les nerfs péritentaculaire externe et tentaculaire d'une part et le nerf péritentaculaire interne de l'autre. Les figures de la série R, fig. 73-79 et celles de la série S, fig. 83-87 montrent comment se fait cette décapitation.

Le nerf tentaculaire est constitué, comme dans les genres précédents, par deux faisceaux ascendants antérieur et postérieur dans l'intervalle desquels passe le faisceau commissural transverse et les fibres commissurales du connectif cérébro-viscéral. Pl. IV, fig. 80-82. Les nerfs péritentaculaires interne et externe sont constitués aussi par des fibres provenant des cellules morphologiquement identiques du lobe cérébro-viscéral. Ces fibres accompagnent les faisceaux ascendants antérieur et postérieur du nerf tentaculaire dont elles se séparent à la périphérie du ganglion. La figure 83 montre d'une manière frappante quelques fibres émanant directement du lobe viscéral et se rendant en décrivant une courbe intra-cérébrale dans le nerf péritentaculaire interne. Dans la figure 73, on voit déjà que les faisceaux des nerfs tentaculaire et péritentaculaire externe ne passent plus dans le sillon d'union de la couronne chromatique et de la masse médullaire terminale. Il en est de même dans les figures 74 et 75, dans lesquelles on constate le rapprochement de ces nerfs avec le nerf péritentaculaire interne au niveau de l'union de la masse médullaire terminale et de la masse médullaire interne. Dans la figure 76, la courbe que formaient les faisceaux de ces nerfs au-dessus de la substance ponctuée a été enlevée par le rasoir. Comme la masse médullaire externe suit la même courbe que les faisceaux précédents, mais en avant, à la partie la plus inférieure du protocérébron, il se produit un entrecroisement des plus nets entre cette dernière et les masses médullaires interne et terminale que l'on voit dans la continuité du même axe. Pl. IV, fig. 78.

Dans les figures 84, 85, 86, qui représentent des coupes de plus en plus profondes, on voit également de quelle manière la masse médullaire externe suit les nerfs tentaculaires en passant au-dessous des autres masses médullaires. Dans la fig. 84, les masses médullaire, terminale et interne, sont unies l'une à l'autre; la substance est plus lâche au niveau du point d'union; elle n'est pas reproduite. Dans les figures 85, à gauche, et 86, à droite, les fibrilles de la masse médullaire apparaissent dans leur véritable direction, au-dessous des masses précédentes. On voit dans les mêmes figures que les fibrilles de la masse médullaire externe sont en continuation avec la substance ponctuée qui correspond au point d'émergence des nerfs labial médian et labial externe.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 77, 78, 86 et 87 pour se convaincre que l'origine des différents nerfs doit être la même que chez *Helix* et *Arion*. Nous n'avons pas cru devoir figurer des coupes obliques pour mieux établir cette démonstration.

On voit donc que le schéma de l'organisation cérébrale est le même que celui des genres précédents, en dehors des particularités topographiques que nous avons signalées dans le protocérébron. La forme du lobe protocérébral est celle qui a été le plus modifiée à cause de l'émergence spéciale des nerfs tentaculaire et péritentaculaire externe. L'agglomération des cellules chromatiques adjacentes a pris aussi un aspect un peu différent, en ce sens qu'elle s'étend pour former comme une sorte de calotte autour de la masse médullaire terminale. Les cellules chromatiques, comme le montrent les croissants des principales coupes, fig. 84 et suivantes, forment donc chez cet animal une véritable couronne autour de la masse médullaire terminale qu'elles recouvrent toutefois d'une manière incomplète.

V. — *Topographie interne du cerveau de* Limax (Limax maximus *L.*).

L'étude comparative du cerveau d'*Helix*, d'*Arion* et de *Zonites*, nous ayant montré que la coquille ne devait jouer qu'un rôle accessoire au point de vue des affinités réelles des Pulmonés, et sachant, d'autre part, que les Limacides qui en sont à peu près

dépourvus ont une organisation voisine de certains mollusques à coquille héliciforme (*Zonites*), nous fûmes vivement préoccupé de savoir quelle pouvait être la topographie cérébrale interne de *Limax maximus* (1), espèce de choix en cette circonstance, à cause de sa grande taille.

Les figures que nous reproduisons, pl. V, série T, fig. 88-94, et série U, fig. 95-97, montrent toute l'analogie qui existe entre le cerveau de *Linax maximus* et celui de *Zonites algirus*.

Les régions mésocérébrale et postcérébrale ne paraissent pas avoir sensiblement varié, comme le montrent les figures 98, 99 et 100, dans lesquelles on voit les origines et les rapports des principaux nerfs, *nli*, *nlm*, *nle*, *st;* le protocérébron a subi, au contraire, la même différenciation que celui de *Zonites*. Le nerf tentaculaire et le nerf péritentaculaire externe n'émergent pas au sommet du protocérébron comme chez *Helix* et *Arion*. Ils sont situés plus bas, de telle sorte que la masse médullaire terminale se trouve nettement décapitée comme chez *Zonites*, et que les trois nerfs tentaculaire, péritentaculaire externe et péritentaculaire interne, sont presque juxtaposés.

La masse médullaire externe s'entrecroise de la même manière ; il en résulte que la masse médullaire terminale et la masse médullaire interne, qui sont en continuité de direction, sont comprises en quelque sorte dans une sorte de boutonnière formée en arrière par les divers faisceaux tentaculaires, et en avant par les fibrilles de la masse médullaire externe.

Les figures 88 et 89 montrent les deux faisceaux ascendants antérieur et postérieur *fa*, *fp*, au moment où il se rejoignent à la base du protocérébron. Dans la figure 90, l'extrémité de la masse médullaire apparaît en dedans de la couronne chromatique, mais en dehors du nerf *nt*. Ce nerf est détaché de ses faisceaux d'origine, fig. 91-93. La figure 94 montre le passage de la masse médullaire externe entre les deux masses interne et terminale, à la partie inférieure du protocérébron.

La fig. 95 montre aussi très nettement la sortie des faisceaux tentaculaires en dedans du protocérébron. La cellule symétrique *cs* est à côté du nerf péritentaculaire interne dont on voit quelques fibres se détacher du faisceau ascendant postérieur.

---

(1) *Limax maximus* L., coquille interne réduite.

Dans une des dernières coupes de la série, fig. 9, on voit l'entre-croisement formé par la masse médullaire externe, *me, mt*, *mi*.

Les fig. 95, 96 et 97 montrent que la région protocérébrale a pris un développement considérable chez *Limax*. Comme chez *Zonites*, il existe une vraie couronne de cellules chromatiques. Dans les coupes parallèles à l'axe du corps et comprenant à la fois les deux ganglions cérébroïdes, on trouve que la ressemblance entre le protocérébron des deux animaux précités est extrêmement grande. Ce protocérébron de *Limax* est pourtant facile à distinguer, au moyen des caractères suivants :

1° Les cellules chromatiques sont plus petites. Elles forment une couronne plus harmonieuse de contours et plus complète;

2° Les masses médullaires ont des trames plus fines. La masse médullaire terminale est légèrement échancrée sur la ligne médiane de la couronne, de haut en bas, comme si elle commençait à se partager supérieurement en deux lobes distincts. Les masses médullaires interne et externe sont plus rapprochées et plus effilées au niveau du mésocérébron. Enfin la masse médullaire externe est moins développée.

Ces différences entre *Zonites* et *Limax* sont en quelque sorte parallèles de celles que nous avons établies chez *Helix* et *Arion*.

En résumé, on voit que d'après l'étude de l'organisation cérébrale, il convient de grouper par ordre d'affinité *Helix* et *Arion* d'un côté, *Zonites* et *Limax* de l'autre, bien que l'on soit porté à supposer une parenté inverse en ne considérant que l'aspect extérieur de ces animaux.

Les formations du protocérébron des Pulmonés sont celles qui rappellent le mieux la constitution des corps pédonculés des Arthropodes.

VI. — Degré de parenté et d'évolution morphologique des types considérés. Rôle secondaire de la coquille et importance prépondérante de la topographie cérébrale interne dans la classification zoologique.

L'étude qui vient d'être faite de la topographie cérébrale interne du cerveau des genres *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*, démontre que le système nerveux de ces animaux est d'une

uniformité de structure des plus remarquables. En dehors des régions qui sont similaires (protocérébron, mésocérébron, postcérébron), des nerfs qui sont en nombre constant (neuf paires avec un nerf impair à droite), le rapprochement entre ces divers types peut aller jusqu'à la cellule elle-même (cellules fixes et symétriques).

Ces données sur l'invariabilité des éléments nerveux des Gastéropodes semblent être contradictoires avec les idées qu'a formulées Viallanes dans son beau mémoire sur le système nerveux des Articulés. « Quand on étudie le cerveau d'une manière comparative dans les différents groupes d'insectes, dit-il, on reconnaît que cet organe présente d'un type à l'autre des différences de structure considérables. Je ne crois rien exagérer et donner de l'importance de celles-ci une idée exacte, en disant que le cerveau de la guêpe diffère de celui de la sauterelle autant que le cerveau de l'homme diffère de celui de la grenouille » (1). Mais, ajoute-t-il, « quand on porte ses investigations sur un grand nombre de types, on se convainc rapidement que les traits essentiels de l'organisation demeurent toujours, quel que soit le type considéré. » Ce savant fait encore remarquer que « le système nerveux est de tous les systèmes organiques le plus hautement différencié et celui qui varie le moins d'un groupe à l'autre. » Malgré ses variations, il tient donc pour primordiaux les caractères qu'il fournit, et c'est ainsi qu'il peut montrer que les Limules sont les plus proches alliés des Arachnides et que, dans ces conditions, la division des Arthropodes en Trachéates et Branchiates ne peut avoir qu'une importance secondaire et ne doit même pas être conservée (2).

Malgré l'uniformité de structure du cerveau d'*Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*, chez lesquels, comme nous l'avons bien démontré, on retrouve des cellules morphologiquement identiques en rapport avec les mêmes régions, il n'existe pas moins, dans la région protocérébrale, des variations intéressantes qui ne concernent pas les espèces sans doute, mais qui permettent de séparer les genres et de fixer le degré de parenté de chacun

---

(1) H. Viallanes. Sixième mémoire : *Annales des Sc. naturelles*, 7e série, t. XIV, p. 435.

(2) H. Viallanes. Sixième mémoire : *Id.*, note de la page 452.

d'eux. C'est ainsi que nous avons vu qu'on pouvait rapprocher *Helix* et *Arion* d'une part, *Zonites* et *Limax* de l'autre.

Ce rapprochement peut paraître d'autant plus curieux aujourd'hui qu'il existe une classification célèbre entièrement opposée. « D'après Lamarck, dit Milne-Edwards (1), il y aurait des différences de même valeur entre le colimaçon et la limace qu'entre le Poulpe et la Carinaire, et ce serait la forme générale du corps qui servirait de base à la classification de ces animaux..... »

L'étude de la topographie cérébrale des Pulmonés montre que la forme générale du corps, de même que les caractères de la coquille, peuvent conduire à des résultats en désaccord avec les affinités naturelles. Que les coquilles fournissent des caractères importants aux classificateurs pour les divisions spécifiques, cela ne fait pas de doute, mais on ne doit pas en tenir compte pour établir des genres et encore moins des familles. En effet, la coquille paraît manifestement dans certains cas comme un organe de transition ou de régression en rapport avec l'évolution du type qui le possède. « Cette régression existe chez *Arion* et *Limax*, dont la coquille rudimentaire correspond à la coquille d'*Helix* ou *Vitrina*, de même que l'os de la Seiche correspond à la coquille des *Belemnites* et de *Aulacoceras* (2). » Cette réduction de la coquille s'observe d'ailleurs dans les différents groupes des Mollusques. Elle est réduite à un rudiment interne (*Philine* et surtout *Aplysia*). Elle disparaît pendant la vie embryonnaire (Dermatobranches). On peut constater chez les Hétéropodes tous les stades successifs de cette disparition (*Atlanta*, *Carinaria*, *Pterotrachea*, *Firuloïdes*) ou bien encore l'animal adulte est dépourvu de coquille, tandis que l'embryon en présente une. Chez les Ptéropodes, de pareils faits se montrent également.

Dans ces conditions, on comprend que des zoologistes, tels que Ihering, n'aient pu utiliser les matériaux fournis par la paléontologie pour dresser une classification naturelle des Gastéropodes.

---

(1) Milne-Edwards. Note sur la classification naturelle des Mollusques gastéropodes. *Ann. des Sc. nat.* 3e série. Zoologie. 1848. p. 102.

(2) R. Hoernes. Manuel de Paléontologie, traduit de l'Allemand par L. Dollo. Paris, 1886. p. 378.

« Les études embryologiques ont appris, d'autre part, peu de chose chez ces mêmes animaux. On est ainsi amené à se demander si c'est bien dans cette voie, qu'il y a lieu de prévoir les grands progrès de l'avenir (1). »

En considérant combien le système nerveux reste invariable au milieu des nombreuses modifications que subissent les autres systèmes de la vie organique, nous avons pensé que si les études de topographie cérébrale venaient à se généraliser chez les Mollusques, elles permettraient d'établir un jour sur des bases solides les affinités réelles et peut-être la généalogie des principaux groupes.

En raison des faits de régression de la coquille, les Ptéropodes et les Hétéropodes ne représentent pas des souches primitives suivant l'opinion de certains auteurs, mais sont des rameaux aberrants détachés de la souche originelle.

Les *Arion* et les *Limax* sont aussi des types aberrants, à côté d'*Helix* et de *Zonites*. Mais quelles que soient les différences morphologiques qui les séparent actuellement, ils sont tous descendus d'un ancêtre commun comme le prouvent l'existence des mêmes cellules fixes et symétriques.

Les variations de structure cérébrale que nous avons cons tatées sont limitées au protocérébron. Ce dernier semble donc marquer le degré d'évolution de ces êtres. Il s'est développé comme un appareil de perfectionnement devant répondre aux nécessités physiologiques de l'existence actuelle. Il est curieux de noter, à ce point de vue, que cette région qui est en rapport immédiat avec les nerfs sensoriels, optique et olfactif, ne donne pas par elle-même naissance à des nerfs. D'un autre côté, chez certaines Opisthobranches, tel que l'Aplysie, que Ihering (2) met à côté des Pulmonés dans sa classification phylogénétique des Mollusques, on doit chercher les traces d'une région proto-cérébrale alors que la masse commissurale et le reste du cerveau sont parfaitement développés. Les travaux embryogé-

---

(1) A. Zittel. *Traité de Paléontologie.* T. II. Traduction de Ch. Barrois, p. 327.

(2) V. Ihering. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusk n.*

nique récents de Henchman (1) et de Schmidt (2) ne nous apprennent rien sur le développement de la région protocérébrale des Gastéropodes.

Quelles sont les conditions qui ont amené ces variations dans le type Pulmoné? En ce qui concerne *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*, ce ne sont pas des conditions héréditaires, puisqu'il faudrait les retrouver dans les quatre genres précités. L'influence de l'hérédité se manifeste principalement par la présence des mêmes cellules symétriques, mais pour les variations de la région protocérébrale, on doit faire intervenir les vrais facteurs de l'évolution (3).

C'est peut-être dans ce sens qu'il faut chercher l'interprétation des variations observées par Viallanes chez les Insectes. Il y a des éléments fixes dans le cerveau qui permettent de retrouver toujours le plan fondamental de l'organisation, tandis que d'autres parties ont évolué ou continuent encore leur évolution en s'éloignant de plus en plus de la forme originelle.

Pouvons-nous apprécier le degré d'évolution morphologique et savoir parmi les cerveaux que nous avons étudiés quel est le plus parfait?

Nous ne pouvons juger ici que par analogie.

Viallanes a fait remarquer que le développement et la complication organique du corps pédonculé sont, chez les Insectes, en relation évidente avec le perfectionnement des facultés psychiques. Le protocérébron des Gastéropodes est, à notre avis, une formation analogue au corps pédonculé des Arthropodes.

Si cette comparaison est exacte, nous sommes conduit à considérer les cerveaux des animaux sans coquille (*Arion* et *Limax*) comme plus perfectionnés que les cerveaux des animaux à coquille appartenant à la même série évolutive *Helix* par rapport

---

(1) Annie P. Henchman. The Origin and Development of the Central Nervous System in Limax Maximus. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. At Harvard College. Vol. XX, nº 1. Cambridge, 1890.

(2) Ferd. Schmidt. The Development of the Central Nervous System of the Pulmonata. *The Annals and Magasine of natural History*, vol. VIII, London, 1891.

(3) A. Giard. Les facteurs de l'Évolution. *Revue scientifique*, novembre 1889.

à *Arion*, et *Zonites* par rapport à *Limax*). Ce serait même le genre *Limax* qui atteindrait le plus haut degré de perfection organique, à cause du développement prépondérant de la région protocérébrale (étendue de la couronne chromatique, finesse des trames médullaires, trace de dédoublement de la masse médullaire terminale.)

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude histologique et organologique des centres nerveux des Gastéropodes nous conduit à formuler les conclusions suivantes :

1. — **Histologie.**

Des coupes pratiquées dans la totalité des centres nerveux des Gastéropodes, tels que *Helix*, *Arion*, *Zonites et Limax,* montrent qu'il y a lieu de distinguer chez ces animaux deux sortes de cellules nerveuses :

1° Des cellules ganglionnaires proprement dites, à taille variable, se rencontrant dans les centres sous-œsophagiens, dans les ganglions du stomato-gastrique et dans la région postérieure du cerveau. Elles forment l'écorce de ces ganglions où elles sont disposées en rayonnant autour de la trame fibrillaire centrale (substance ponctuée de Leydig). Les globes ganglionnaires les plus volumineux sont à la périphérie. Ceux de moyenne et de petite taille sont en rapport plus immédiat avec la trame fibrillaire (cellules du type I).

2° Des cellules petites, de même taille, en apparence sphériques, ne se rencontrant que dans la région antérieure du cerveau (Protocérébron), dans les ganglions terminaux des tentacules (tant inférieur que supérieur) qui sont affectés à la sensibilité spéciale et dans le ganglion du nerf labial externe qui doit être considéré comme un *nerf gustatif* (petites cellules à noyau sphérique, cellules chromatiques ou cellules du type II). Ces cellules forment dans la région protocérébrale une agglomération très serrée qui se trouve en connexion avec une trame fibrillaire d'une finesse extrême, mais celle-ci n'occupe pas le centre de l'agglomération cellulaire comme partout ailleurs; elle est déjetée entièrement sur le côté et se trouve de la sorte en contact direct avec l'enveloppe névrilématique.

En comparant ces cellules avec celles qui existent chez les Vertébrés, on peut rapprocher les premières du type cellulaire de Deiters ou cellules à prolongement long, et les secondes du type cellulaire de Golgi ou cellules à prolongement court. Elles sont presque toutes unipolaires. Dans les cellules ganglionnaires ou cellules du type I, le prolongement d'origine se divise à des distances variables. Lorsque la division se fait à la naissance du prolongement, la cellule tend à prendre la forme bipolaire, c'est ce que l'on remarque pour les cellules dont le globe ganglionnaire est immédiatement appliqué contre la trame fibrillaire centrale comme si, en raison même de leur situation, la division ne pouvait pas se faire plus loin (cellules en chapeau de gendarme). Des cellules bipolaires parfaites s'observent au niveau des épithéliums sensoriels. Elles sont comparables aux cellules bipolaires qui existent chez les Vertébrés dans la muqueuse olfactive d'une part, et dans les ganglions de Scarpa et de Corti de l'autre. Ces cellules rentrent dans le type II. On n'observe pas la forme stellaire ou pyramidale, telle qu'on la rencontre dans les centres nerveux des animaux supérieurs.

Le prolongement cellulaire est une émanation directe du protoplasma comme le prouvent principalement : 1° les réactions colorantes identiques à celles du protoplasma et différentes de celles du noyau; 2° l'épaisseur du prolongement toujours proportionnelle à celle de la couche protoplasmique qui lui donne naissance; 3° la structure fibrillaire.

Les fibrilles constituantes du protoplasma ganglionnaire convergent en rayonnant vers le prolongement d'origine dans lequel elles se disposent parallèlement. Elles se séparent de distance en distance pour former des rameaux accessoires de plus en plus fins. Les branches de terminaison sont finalement constituées par des fibrilles isolées. Il ne faut donc pas admettre que le prolongement des cellules nerveuses est plus gros à une certaine distance qu'au niveau du point d'origine comme cela a été figuré par Retzius. On n'observe jamais d'anastomose entre ces dernières et les fibres ou fibrilles des cellules nerveuses voisines, soit qu'on les examine dans la peau, les muscles, etc., ou dans l'intérieur même des ganglions. La cellule nerveuse possède un prolongement complexe sans doute, mais ce n'est que le protoplasma lui-même étiré et divisé; aussi conserve-t-elle son indépendance

comme la cellule indifférente, non ramifiée, qui lui a donné primitivement naissance et au même titre que les cellules des autres organes. Les fibrilles protoplasmiques étant morphologiquement identiques, il n'y a pas lieu de leur assigner *a priori* un rôle physiologique différent comme on l'a fait pour le type cellulaire de Deiters.

Le noyau des cellules ganglionnaires est remarquable par ses énormes dimensions. Les nucléoles décrits par les auteurs comme des corps arrondis au nombre de 11 à 13 (Böhmig et Solbrig) sont en réalité des bâtonnets presque aussi longs que le noyau lui-même. Cette disposition semble marquer la trace d'une ancienne cinèse que la croissance n'a pas entièrement modifiée. Ces bâtonnets ne se fusionnent jamais en un nucléole distinct comme dans les cellules stellaires.

Les cellules nerveuses n'ont pas de membrane d'enveloppe. Elles sont en rapport avec la névroglie qui limite le corps ganglionnaire et se poursuit le long des prolongements en s'infiltrant dans leur intervalle sans jamais former la paroi d'un tube. La névroglie se présente comme un tissu blanchâtre, non colorable par l'hématoxyline, dans l'épaisseur duquel sont disséminés de petits noyaux ovales qui forment comme de petites empreintes sur le protoplasma des cellules nerveuses et sur le prolongement d'origine pour apparaître plus tard au milieu des fibrilles écartées. Ce tissu ne contracte aucun rapport intrinsèque avec l'enveloppe protoplasmique des cellules nerveuses (Nansen et E. Rohde), ni avec le névrilème externe (Nansen et Saint-Remy).

Le volume des cellules ganglionnaires est en rapport avec l'étendue du territoire dans lequel l'innervation doit être produite par la même cellule. Les nombreuses fibrilles qui constituent les gros prolongements se séparent à tous les niveaux pour se distribuer dans différentes régions, sans que pour cela une fibrille prise à part soit plus longue que celle d'un prolongement émanant d'une moyenne ou d'une petite cellule. L'étude des cellules nerveuses géantes des ganglions viscéraux de l'Aplysie a permis de démontrer que leur volume n'était pas en rapport avec les distances que doivent parcourir les cylindre-axes pour transmettre les incitations motrices, comme cela a été admis par Pierret pour les cellules des centres moteurs chez l'homme.

Les cellules des ganglions pédieux dont la situation est tout à fait antérieure sont plus petites que celles des ganglions viscéraux, et certaines d'entre elles envoient néanmoins des cylindre-axes jusqu'à la partie postérieure du corps.

Les cellules les plus volumineuses, dont les fibrilles protoplasmiques peuvent avoir une aire de distribution très grande, paraissent adaptées à la réception ou à la transmission d'impressions multiples et diverses. Au point de vue de la division du travail physiologique, ces cellules paraissent peu différenciées. Aussi remarque-t-on que les cellules de même espèce atteignent leurs plus grandes dimensions dans les ganglions sous-œsophagiens alors qu'elles restent relativement petites dans les ganglions cérébroïdes. En outre, ce n'est que dans le cerveau ou dans les ganglions terminaux de la sensibilité spéciale que l'on trouve les petites cellules du type II, qui sont réduites au minimum fibrillaire. Leur couche protoplasmique est si mince qu'elles paraissent au premier abord constistuées par des noyaux sphériques, tandis qu'elles sont réellement pyriformes. Ces cellules existent aussi chez les arthropodes au voisinage des régions sensorielles du cerveau où elles ont été décrites au début sous le nom de noyaux chromatiques. Elles offrent beaucoup d'analogie avec les cellules de la couche granuleuse interne de la rétine des Vertébrés. D'un autre côté, l'histologie comparée montre que l'élément nerveux diminue de volume à mesure qu'on s'élève dans la série zoologique. Il semble donc que la différenciation de la cellule nerveuse soit fonction de sa petitesse.

Les cellules nerveuses offrent une disposition symétrique et une fixité remarquables. Si l'on examine une cellule typique dans le ganglion cérébroïde gauche, on trouve une cellule identique, de même forme, de même volume et occupant exactement la même place dans le ganglion cérébroïde droit. Ce fait est d'autant plus intéressant à signaler que le cerveau des Gastéropodes a toujours été considéré comme asymétrique. On retrouve les mêmes cellules sur tous les animaux de la même espèce à l'état adulte. Nous n'avons pas compté pour cela toutes les cellules du cerveau d'*Helix aspersa*, par exemple, mais nous disons que dans le lobe cérébro-pédieux se trouve une cellule géante ayant 120 μ environ, alors que toutes les cellules de la

même région n'ont pas plus de 20 μ. Cette cellule, d'autant plus caractéristique qu'elle est seule possédant cette taille, existe aussi bien à droite qu'à gauche, et tous les animaux de la même espèce la présentent, lorsque leur système nerveux est définitivement constitué. On peut faire le même raisonnement pour la cellule satellite du nerf péritentaculaire externe et pour d'autres cellules à caractères également tranchés. Il est curieux de noter que les mêmes cellules fixes et symétriques se rencontrent avec la même forme et dans la même situation chez *Arion*, *Zonites* et *Limax*.

Ces cellules répondent à des dispositions anatomiques fondamentales et à des nécessités physiologiques qui, quoique identiques, ne peuvent pas se réaliser avec le même degré de perfection d'un individu à l'autre. Mais ceci devient un problème relatif à la qualité de l'élément nerveux plutôt qu'à la quantité. Si les différences sont d'un ordre trop intime, elles resteront inappréciables à l'examen miscrocopique.

Il est probable qu'on trouvera encore de préférence cette fixité et cette symétrie des éléments nerveux chez les animaux les plus élevés en organisation. Les dissymétries seront d'ordre fonctionnel.

La question si longtemps controversée de l'origine des nerfs a été élucidée d'une manière complète.

La solution du problème de l'origine directe dans les cellules nerveuses, et non dans la substance ponctuée, a été cherchée dans l'étude des ganglions viscéraux postérieurs d'*Aplysia punctata* pour les raisons suivantes :

1° Ces ganglions, séparés par de longs connectifs des ganglions viscéraux antérieurs, sont parfaitement isolés; 2° ils ne donnent naissance qu'à un petit nombre de nerfs; 3° ils sont de petit volume, ce qui permet de les débiter en un petit nombre de coupes sériées.

En se plaçant dans ces conditions, on a pu voir avec la dernière évidence que les prolongements cellulaires deviennent directement les fibres constituantes des nerfs; mais, en passant au centre du ganglion, ils se recourbent de manière à former une anse plus ou moins accentuée suivant la position du nerf centrifuge dans lequel ils doivent s'engager.

La direction des anses variant pour ainsi dire avec chaque

faisceau nerveux, la plupart des cellules se trouvent décapitées dans les coupes, et l'on ne peut plus saisir la relation qui existe entre les prolongements des cellules et les fibres des nerfs. C'est en grande partie l'existence de ces anses qui a donné lieu à toutes les contradictions qui n'ont pas cessé d'exister depuis près d'un demi-siècle sur ce sujet.

La terminaison centrale des fibres centripètes a été étudiée sur le nerf de l'otocyste, les autres nerfs de la sensibilité spéciale (nerf optique et olfactif) n'étant pas favorables à cette étude à cause de leurs connexions intimes. Ce dernier présente, en outre, deux faisceaux ascendants centrifuges, comme si le véritable lobule olfactif était porté à l'extrémité du nerf. Les cylindre-axes dont se compose le nerf de l'otocyste se terminent en Y dans une trame fine de substance ponctuée sans contracter aucune union directe avec les cellules voisines. Le schéma du réflexe nerveux dans lequel on suppose l'existence d'une fibre centripète se rendant à une cellule sensitive qui est à son tour en communication avec une cellule motrice pourvue d'un cylindre-axe centrifuge n'est donc pas exact. Dans le cas actuel, il faut supprimer la cellule sensitive à la place indiquée et la reporter à l'origine du cylindre-axe centripète, c'est-à-dire dans la vésicule auditive elle-même où se trouve la cellule bipolaire sensitive.

La substance ponctuée de Leydig n'est en réalité qu'une trame fibrillaire ayant pour substratum le tissu de névroglie. Le terme de substance ponctuée n'a pas de raison d'être, puisqu'il s'agit d'un entrelacement de fibrilles protoplasmiques. La trame fibrillaire épaisse des ganglions viscéraux et pédieux est constituée par les prolongements centrifuges des cellules ganglionnaires, par les collatérales de ces prolongements quand ils en présentent et par les terminales des cylindre-axes. Comme les prolongements ont une épaisseur variable avec le volume des cellules qui leur donnent naissance et que les cellules dans les centres sous-œsophagiens sont grandes, moyennes et petites, comme d'un autre côté les collatérales ont un diamètre moindre que le prolongement d'origine, il en résulte que le fouillis fibrillaire produit par ces divers éléments est très hétérogène et très irrégulier. Les trames fibrillaires des régions sensorielles (région protocérébrale et ganglions olfactifs) frappent au contraire par leur homogénéité et par leur finesse extrême. Les histologistes qui

les ont étudiées chez les Arthropodes les ont trouvées si différenciées qu'ils ont créé pour elles des noms spéciaux (masses médullaires). Leur homogénéité et leur finesse peuvent s'expliquer de la manière suivante : Les fibrilles qui entrent dans leur constitution sont d'une finesse extrême; leur épaisseur est proportionnelle, en effet, à celle de la couche protoplasmique qui leur donne naissance, et celle-ci est, comme on sait, extrêmement mince (cellules du type II). Celles-ci offrant toutes la même taille, les fibrilles sont aussi forcément semblables. Il y a bien des fibres provenant des cellules ganglionnaires qui s'y rendent, mais elles sont également fines, parce que, à ce niveau, elles sont réduites à leurs divisions ultimes comme cela a lieu, par exemple, d'une façon très nette pour les cylindre-axes ascendants des nerfs tentaculaires avant leur épanouissement dans les ganglions correspondants. Le tissu névroglique est également plus fin au niveau des masses médullaires. Cette explication des différents aspects de la substance ponctuée nous paraît générale.

II. — **Organologie.**

A. — *Anatomie macroscopique externe.* — Les ganglions cérébroïdes, réunis entre eux par la commissure transverse sus-œsophagienne et aux ganglions viscéraux et pédieux par deux connectifs, l'un postérieur ou connectif cérébro-viscéral, l'autre antérieur ou cérébro-pédieux, présentent à considérer : une région protocérébrale (lobule de la sensibilité spéciale de MM. Sicard et Joyeux-Laffuie), une région mésocérébrale (ganglion commissural entrevu par P. Fischer et H. Crosse) et une région post-cérébrale divisée en deux lobes, lobe viscéral et lobe pédieux, correspondant aux connectifs de même nom. Disposés en forme de fer à cheval, les ganglions viscéraux, au nombre de cinq, s'unissent aux ganglions pédieux par deux faisceaux de communication dont l'origine se trouve dans les ganglions viscéraux supérieurs qui sont les plus petits et n'émettent pas de nerfs périphériques. Les ganglions pédieux sont reliés par deux commissures distinctes, l'une antérieure, l'autre postérieure, comme s'ils étaient constitués en réalité par quatre ganglions soudés deux à deux. Chez *Limax*, les ganglions sont divisés en outre

par le tissu conjonctif en une série de lobes incomplets d'où partent symétriquement des paires nerveuses comme dans une chaîne ganglionnaire d'annélide.

Les nerfs cérébraux sont en nombre constant et offrent une distribution identique dans les genres *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*. Ces nerfs sont au nombre de 9 paires, savoir :

Première paire. — Nerfs du gros tentacule ou nerfs olfactifs.

Deuxième paire. — Nerfs optiques.

Troisième paire. — *Nerfs péritentaculaires externes.*

Quatrième paire. — *Nerfs péritentaculaires internes.* La terminaison exacte des nerfs péritentaculaires a lieu dans la calotte du gros tentacule qu'ils innervent en totalité.

Cinquième paire. — Nerfs de l'otocyste.

Sixième paire. — Nerfs labiaux internes.

Septième paire. — Nerfs labiaux médians. La branche externe fournit le nerf du petit tentacule.

Huitième paire. — Nerfs labiaux externes ou *nerfs gustatifs.* Ils présentent un ganglion sensoriel à l'extrémité de leur trajet.

Neuvième paire. — Nerfs du stomato-gastrique.

A ces neuf paires, il faut ajouter à droite le nerf pénial impair, ce qui porte à dix-neuf le nombre des nerfs cérébraux.

b. – *Anatomie microscopique interne ou topographie cérébrale.* — Le cerveau chez *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax* présente à considérer trois régions, savoir :

Une région antérieure ou *protocérébron*, une région moyenne ou *mésocérébron* et une région postérieure ou *post-cérébron.*

Le protocérébron comprend la *couronne chromatique*, la *masse médullaire terminale*, la *masse médullaire interne* et la *masse médullaire externe.*

Le protocérébron est en rapport avec les nerfs optique, olfactif péritentaculaire externe et péritentaculaire interne. Chez *Helix* et *Arion*, les trois premiers nerfs passent dans le sillon que forment par leur union la couronne chromatique et la masse médullaire terminale. Ils émergent ainsi au pôle supérieur de l'ovoïde protocérébral. Chez *Zonites* et *Limax*, les mêmes nerfs ne parcourant pas toute l'étendue du protocérébron, émergent plus en dedans en décapitant en quelque sorte la masse mé-

dullaire terminale dont l'extrémité se trouve ainsi en rapport direct avec la couronne chromatique. Ce changement de rapport entraîne un rapprochement dans les nerfs tentaculaire, péritentaculaire externe et péritentaculaire interne. Ces nerfs se trouvent juxtaposés chez *Zonites* et *Limax*. Le nerf péritentaculaire interne est au contraire séparé des deux autres chez *Helix* et *Arion*.

Cette modification de structure du plan cérébral permet de rapprocher entre eux *Helix* et *Arion* d'une part, *Zonites* et *Limax* de l'autre. La forme extérieure du corps et la présence d'une coquille n'ont qu'une importance secondaire au point de vue des affinités génériques. Elles ne doivent servir que pour établir des distinctions spécifiques.

Le protocérébron ne donne naissance à aucun nerf. Il ne doit donc pas être considéré comme un *lobule de la sensibilité spéciale duquel partiràient les nerfs sensoriels*, *olfactif*, *optique* et *acoustique*.

Le nerf olfactif est essentiellement constitué par deux faisceaux ascendants centrifuges qui émanent des cellules du lobe viscéral pour aller se mettre en relation avec la substance ponctuée du ganglion terminal du gros tentacule. Ce ganglion est le vrai centre réflexe de l'olfaction.

Les nerfs optique et acoustique sont constitués par des fibres centripètes dont les cellules ont une origine extra-cérébrale. Les fibres de ces deux nerfs sensoriels se terminent dans le mésocérébron.

Le mésocérébron présente les parties suivantes : *La masse commissurale* qui donne naissance au *faisceau pyramidal direct*, la *masse corticale postérieure* qui forme le *faisceau pyramidal croisé* et la *masse ganglionnaire des cellules latérales à prolongement commissural droit*.

Le post-cérébron se divise naturellement en deux lobes qui sont : le lobe cérébro-viscéral et le lobe cérébro-pédieux.

Le lobe cérébro-viscéral renferme les cellules d'origine des nerfs tentaculaire, péritentaculaire externe, péritentaculaire interne, labial médian et labial externe.

Les fibres du nerf tentaculaire (nerf olfactif) s'entrecroisent avec celles du nerf labial médian (nerf du petit tentacule) dans une sorte de boutonnière que forme autour d'eux la substance

12

ponctuée et particulièrement la masse médullaire externe. Dans cette boutonnière passe également, perpendiculairement aux faisceaux des nerfs précédents, le faisceau commissural qui relie les deux ganglions cérébroïdes. Ces faisceaux ne contractent entre eux que des rapports de contact. Cette boutonnière suffit presque à elle seule pour caractériser l'organisation du type *Helix*. Elle doit pouvoir se retrouver chez tous les Pulmonés.

Les fibres du faisceau ascendant du nerf olfactif s'entrecroisent, en outre, à leur point d'origine avec les fibres du nerf labial externe (nerf gustatif) qui contournent le pont d'union des lobes pédieux et viscéral pour venir émerger à la partie antéro-externe du lobe cérébro-pédieux en arrière du nerf du petit tentacule.

Le lobe cérébro-pédieux renferme les cellules d'origine des nerfs labial interne, stomatogastrique et pénial. Les fibres constituantes de ce dernier doivent même provenir des cellules des centres pédieux ou des cellules d'association qui sont échelonnées le long des connectifs. Dans ces conditions, ce nerf ne peut troubler en rien la symétrie cellulaire du cerveau.

La présence des mêmes cellules fixes et symétriques chez *Helix Arion*, *Zonites* et *Limax*, démontre que ces animaux, qui sont si différents en apparence, descendent néanmoins de la même souche originelle. Les Arion et les Limax sont des types aberrants de la forme primitive et marquent sans doute un degré avancé dans l'évolution morphologique, comme l'indiquent la régression de la coquille et les variations observées dans la région protocérébrale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DES OUVRAGES CITÉS DANS LE TEXTE.

AMAUDRUT............ Le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés (Achatine, Bulime, Nanina, Vaginule). *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, 7e série, T. X, 1885-1886.

BEAUREGARD (H.)....... *Revue générale des Sciences*, avril 1893.

BÉLA HALLER.......... Untersuchungen über marine Rhipidoglossen, *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. IX et XII, 1885.

— .... Ueber die sogenannte Leydig'sche Punksubstanz im Centralnervensystem. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. 12. 1886.

— .... Ueber das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von *Orthagoriscus Mola*, *Morphologisches Jahrbuch*, 17, 1891.

BELLONCI (G.).......... Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis, *Ann. d. Mus. civ. di Genova*, XII, 1878; id. Sistema nervoso ed organi de sensi dello Sphœroma serratum. *Reale Accad. de Lincei*, 1881; id. Nuove Ricerche sulla structura del ganglio ottico della Squilla Mantis. *Acc. delle scienze di Bologna*, 1882; id. Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfactori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati *Reale Acc. de Lincei*, 1881-1882; id. Intorno all. ganglio ottico degli Arthropodi superiori. *Intern. Monatschrift*, III, 1886.

BERGER (E.)........... Untersuchungen über den bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. *Arb. aus dem Zool. Int. zu Wien.*, 1, 1878.

BERNARD (F.).......... Organes palléaux des Prosobranches. *Ann. des Sc. nat.*, T. IX, 1890.

BIEDERMANN (W.)...... Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, Bd. 25. 1891.

Böhmig (L.) .... Beiträge zur kenntniss des Centralnervensystems einiger Pulmonaten Gastropoden : *Helix Pomatia und Lymnæa stagnalis.* Leipzig, 1883.

Bolles Lee (A.) et Henneguy (F.)........... Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique. Paris, 1887.

Bouvier (L.) .... Système nerveux des Gastéropodes prosobranches, *Ann. des Sc. nat.*, T. III, 1888.

Buchholtz .... Bemerkungen über den hist. Bau des Centralnervensystems d. Süsswasser mollusken *(Muller's Arch.)*, 1863.

Cerfontaine (P) .... Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, T. XXIII, 1892.

Chatin (J.) .... *Organes des sens.* Paris, 1880.

Conil (C.)............. Des résultats obtenus par la méthode de Golgi appliquée à l'étude du Bulbe olfactif. *Soc. de Biologie*, mai 1892.

Crosse (H.) .... Voir Fischer.

Dielt (J.) .... Die Organisation des Arthropodengehirns. *Zeitschr., f. w., Zoologie*, XXVII, 1876.

Dogiel (A.-S.) .... Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. *Arch. für. Anatomie und Physiol.*, 1893.

Ehrlich (P.)........... Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. *Deutsche med. Wochenschrift*, 1886.

Fischer (P.) et Crosse (H). Sur la disposition générale du système nerveux chez les Mollusques gastéropodes. *C. R. Académie des Sciences de Paris,* T. LXXXI, 1875.

Fischer (P.)........... *Traité de Conchyliologie.* Paris, 1887.

Flemming (W.) .... *Zeitschrift f. Wiss. microscopie*, Bd., 1, 1884.

— .... Die Haaretragende Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. *Archiv. f. mikroskop. Anatomie*, Bd., 5, 1869. — Untersuchungen über Sinneseplthelien der Mollusken. *Ibid.*, Bd., 6, 1870. — Ueber organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. *Ibid.*, Bd., 23, 1884.

Flögel (J.-H.-L.)...... Ueber den einheitlichen Bau des gehirns in den verschiedenen Insecten-Ordnungen. *Zeitschr., f. w. Zool.*, XXX, suppl., 1878.

Fol (H.) .... Développement des Gastéropodes pulmonés, *Arch. de Zool. exp.*, T. VIII, 1879-1880.

Forel .... Einige hiranatomische Betrachtungen u. Ergebnisse. *Arch. f. Psychiat.*, Bd., XVIII, 1887.

Fromaget (V.-C.) ...... Contribution à l'étude de l'histologie de la Rétine. *Th. pour le doctorat en médecine.* Bordeaux, 1892.

GARNAULT (P.)......... Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Bordeaux, 1887.

GASKELL (W.-H.)....... On the relation, &c, together with a theory of the origin of the Nervous System of Vertebrata. *Journal of physiology*, vol. X, 1889.

GEHUCHTEN (A. VAN).... L'axe organique du noyau. *La Cellule*, T. V., 1889.

— .... La Structure des centres nerveux : La moelle épinière et le cerveau. *La Cellule*, T. VII, 1er fasc.

— .... Contributions à l'étude des ganglions cérébro-spinaux. *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXXIV, 1878.

— .... Nouvelles recherches sur les ganglions cérébraux-spinaux. *La Cellule*, t. VIII, 2e fasc.

— .... Le système nerveux de l'homme. Lierre, 1893.

GIARD (A.)... .... Sur la parenté des Mollusques et des Annélides. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 1890.

— .... Les facteurs de l'évolution. *Revue Scientifique*, novembre 1889.

GOLGI............ .... Rivista sperimentale di frenatria e di medicina, leg. nov., 1875.

HEIDENHAIN............ *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. 24, 1884.

HENCHMAN (P.) .... The Origin and Development of the Central Nervous Sytem in Limax maximus. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, at Harvard college, Vol. XX, no 1, Cambridge, 1890.

HENSEN............... Beobactungen über die Befruchtung und Endwicklung, etc., *Zeitschrift für Anat. und. Endwick.* 1876.

HERMANN (E.) . ... Das Central-Nervensystem von Hirudo medicinalis, München, 1875.

HIS.................. Zur Geschichte des menschlichen Ruckenmarkes u. der Nervenwuzeln. *Abhandl d. math. phys. class. d. Konigl. sâchsischen Gesellsch. d. Wissench*, Bd., XIII, t. VI, 1886.

— .... Die Neuroblasten u. deren Entstehung im embryonalen Mark. *Arch. f. Anatomie*, 1889.

— .... Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. *Ref. in der anat. section des internat. med. congresses zu Berlin, sitzung* vom 7 Aug., 1890.

HOERNES (R.)...... ... Manuel de Paléontologie, traduit par L. Dollo. Paris, 1886.

IHERING............. . Vergleichende, Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.

JANSSENS (Fr.) .... *Les Branchies des Acéphales*. Lierre-Louvain. 1891.

JOUBIN (J.)........ Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. *Arch. de Zool. exp.* 1892.

JOYEUX-LAFFUIE........ Organisation et développement de l'Oncidie. *Archives de zool. exp. et gén.*, t. X, 1882.

KOLLIKER.............. Zur Anatomie der Centralen Nervensystems. Das Rückenmark. *Zeitschrift f. Wissenschaft. Zool.* LI, 1890.

— .... Der feinere Bau des Verlängertenmarkes. *Anat. Anzeiger*, nos 14, 15, 1891.

— .... Congrès des Anatomistes de Munich.

KOWALEWSKI........... *Annales du Musée de Marseille*, t. I.

LACAZE-DUTHIERS (H. de). Du système nerveux des Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. *Arch. de Zool. exp.*, t. I, 1872.

— .... Otocystes des Mollusques. *Arch. de Zool. exp.*, t. I, 1872.

— .... Système nerveux des Gastéropodes, type Aplysie, *C. R. Acad. des Sciences,* 1887.

LANDOWSKY (Von)...... Von Aufbau des Ruckenmarks. *Arch. f. Microsk Anat.*, Bd. XXXVIII, 1891.

LENHOSSÉK (Von)....... Usprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. *Arch. für Microsk. Anat.*, 1892, 39.

— .... Das feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, in *Fortschritte der Medicin*, 1892, traduit par E. Chrétien, dans le *Journal des Connaissances médicales*, 1893, no 3 et suivants.

LEYDIG................. Ueber das Nervensystems des Anniliden. *Reichert und Dubois-Reymond's Archiv.*, 1862.

MASIUS (J.)............ Recherches histologiques sur le système nerveux central. *Arch. de Biologie.* Van Beneden, 1892, t. XII, fasc. 1.

MILNE-EDWARDS (H.)... Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes. *Annales des Sc. nat.*, 3e série, t. IX, 1848.

MOQUIN-TANDON........ *Histoire naturelle des Mollusques.* Paris, 1885, t. I.

NABIAS (B. de)......... Sur le cerveau d'*Helix aspersa* Müller. *Association française pour l'avancement des Sciences.* Pau, 1892.

— .... De l'origine directe des nerfs dans les ganglions viscéraux et pédieux chez les Gastéropodes. *Communication à la Société Linnéenne de Bordeaux*, 7 juin 1893.

— .... Recherches histologiques sur le système nerveux des Gastéropodes. *Ibid.*, 2 août 1893.

— .... Recherches anatomiques et organologiques sur le cerveau des Gastéropodes (g. *Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax*). *Ibid.*

— .... Symétrie du cerveau chez les Gastéropodes et fixité des éléments nerveux. *Ibid.*, 18 octobre 1893.

— .... Structure du système nerveux des Gastéropodes. *Société de Biologie*, 25 novembre 1893.

NABIAS (de) et SABRAZÈS. Remarques sur quelques points de technique histologique et bactériologique. *Archives cliniques de Bordeaux*, avril 1893. *Prager Medicinische Wochenschrift*, 14 juin 1893 et *Revue des Sciences naturelles de l'Ouest*, t. III, 1893.

NANSEN (F.)........... The structure and combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. *Bergens Museums Aarsberetning for* 1886. Bergen, 1887.

— .... Die Nervenelemente, ihre struktur und Verbindung im Centralnervenystem. *Anat. Anzeiger*, 1887.

PALADINO (G.).......... Continuation de la névroglie dans le squelette myélinique des fibres nerveuses et constitution pluricellulaire du cylindre-axe. *Archives Italiennes de Biologie*, XIX, 1893.

PARKER (G.-H.)........ A method for making paraffine sections from Preparations stained with Ehrlich's Methylenblue. *Zool. Anzeig.*, 1892.

PIERRET.............. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 1878.

PRUVOT (G.).......... Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes. *Arch. de Zool. expérimentale et générale*, 2e série, t. III, 1885.

RAMON Y CAJAL ...... Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux : *Anat. Anzeig.*, 1890, n° 4.

— .... Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet, *Intern. Monatssch. f. Anat. u. Physiol.*, 1889, Bd. VI.

— .... Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo. *Revista trimestrial* n° 2, 1888.

— .... Contribucion al estudio de la estructura de la médula espinal. *Ibid.* n° 3 et 4, 1889.

— .... Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, t. VII. 1 fasc., 1891.

— .... Nuevo concepto de la histologia de los centros nerviosos, Barcelona, 1893.

RANVIER .... *Traité technique d'histologie*, Paris, 1889.

RAWITZ .... Das Central-Nervensystem der Acephalen. *Jenaische zeitschr. f. naturwiss.*, Bd. 30, 1887.

REMAK................ Neurologische Erläuterungen (*Archiv. de J. Müller*, 1844).

RETZIUS (G.)........... Zur Kenntniss der Nervensystems der Crustaceen. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge*, I. Stockholm, 1890.

— .... Das sensible Nervensystem der Mollusken. *Biologische Untersuchungen, Neue Folge*, IV, 1892.

— .... Zur Kenntniss der Centralen Nervensystems der Würmer. *Biologische Untersuchungen*, *Neue Folge*, *II*, et *Morphologisches Jahrbuch*, t. XIX, 1893.

RICHET (Ch.)........... *Structure des circonvolutions cérébrales.* Paris, 1877.

ROHDE (E.)............ Ganglienzelle und Neuroglia. *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, 1893.

ROULE (L.)............ Développement des Annélides. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 1889.

SABRAZÈS............. *Voir* de Nabias.

SAINT-REMY (G.)........ Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. *Arch. de Zool. exp. et gén.* (2e série), t. V *bis*, supp., 1887.

SARAZIN................ Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einigen Gastropoden. *Arbeiten aus d. Zool. inst. Wurzbourg*, t. VI.

SCHAFER (E.-A.)........ *Brain.* London, 1893.

SCHAFFER (K.)......... Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Axencylinders im Verhaltnisse zu den protoplasmatischen Fortsätzen bei Nissl's Farbung. *Neurologisches Centralblatt*, n° 24, 1893.

SCHMIDT (F.)........... The Developpement of the Central Nervous System of the Pulmonata. *The annals and Magazine of natural History*. Vol. VIII, Sixth-Series, London, 1891.

SCHULTZE (H.)......... Die fibrillœre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. *Archiv. für Mikroscopische Anatomie*, 1879, Bd. XVI.

SICARD (H.)............ C. R. *Académie des Sciences*, 28 juillet 1873, et Recherches anatomiques et histologiques sur le *Zonites algirus*. Paris, 1874.

SIMROTH................ Ueber das Nervensystems und die Bewegund der deutschen Binnenschnecken. R. in *Arch. Zool. exp.*, t. IX, 1882.

SOLBRIG (A.)........... Ueber die feinere Structur der Nervenelemente bei den Gasteropoden, München, 1870.

SPENGEL............... Die Geruchsorgane und das Nervensystems der Mollusken. *Zeitsch. f. W. Zool*, t. XXXV,

VIALLANES (H.) . . . . Études sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (5 mémoires), *Ann. des Sc. nat. Zool.* et *Bibliothèque des Hautes-Études, Sc. nat.* 1885-1887.

— . . . . Sur la structure de la lame ganglionnaire des Crustacés décapodes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, t. XVI, 1891, et Contribution à l'histologie du système nerveux des invertébrés. La lame ganglionnaire de la langouste. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, 7e série, t. XIII, 1892.

— . . . . Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Crustacés et des Insectes. *Ann. des Sc. nat.*, 1892, 7e série, t. XIII.

— . . . . Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (6e mémoire), *Ann. des Sc. nat. Zool.*, t. XIV, 1893.

VAYSSIÈRE. . . . . Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du golfe de Marseille. *Ann. du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, t. II, 1884-1885.

VIGNAL (W.) . . . . Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 2e série, t. I, 1883.

VOGT (C.) et YUNG (E.). . Traité d'anatomie comparée pratique.

VULPIAN. . . . . *Physiologie du système nerveux.* Paris, 1863.

YUNG (E.). . . . . *Voir* Vogt.

ZITTEL (A.) . . . . Traité de Paléontologie, traduit par Ch. Barrois t. II, 1887.

ZOJA (R.). . . . . Sur quelques particularités de structure de l'Hydre (système nerveux). *Arch. Ital. de Biologie*, t. XVIII, fasc. 3.

WALDEYER (W.) . . . . . . Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren. *Zeitschr. f. Rat. Med.*, Bd., XX, 1863.

— . . . . Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie d. Centralnervensystems. *Deutsche Med. Wochenschrift*, 1891.

WALTER (G.) . . . . Mikroscopische studien ueber das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn. 1863.

EXPLICATION DES PLANCHES

Légende générale.

C g. Petites cellules à noyau sphérique, cellules chromatiques ou cellules du type II.

C v. Cellules ganglionnaires volumineuses ou cellules géantes.

C m. Cellules moyennes.

C p. Cellules petites.

C b. Cellules bipolaires des organes sensoriels terminaux et de l'otocyste.

C c h. Cellules bipolaires en chapeau de gendarme.

C i. Cellules intermédiaires aux masses médullaires du Protocérébron.

C s. Cellules fixes et symétriques.

M t. Masse médullaire terminale.

M i. Masse médullaire interne.

M e. Masse médullaire externe.

M c. Masse commissurale du Mésocérébron.

L v. Lobe cérébro-viscéral.

L p. Lobe cérébro-pédieux.

C c v. Connectif cérébro-viscéral.

C c p. Connectif cérébro-pédieux.

C o m. Commissure transverse sus-œsophagienne.

F a. Faisceau ascendant antérieur du nerf tentaculaire ou nerf olfactif.

F p. Faisceau ascendant postérieur du même nerf.

F t s. Faisceau courbe supérieur du nerf labial médian ou nerf du petit tentacule.

F t i. Faisceau courbe inférieur du même nerf.

F c. Faisceau commissural transverse.

F p d. Faisceau pyramidal direct.

F p c. Faisceau pyramidal croisé.

N t. Nerf tentaculaire.

N o p. Nerf optique.

N p i. Nerf péritentaculaire interne.

N p e. Nerf péritentaculaire externe.

N o t. Nerf de l'otocyste.

O t. Otocyste.

T y. Terminaison cérébrale en γ des fibres centripètes du nerf de l'otocyste.

Z. Zone de terminaison intra-cérébrale du nerf de l'otocyste.

N l i. Nerf labial interne.

N l m. Nerf labial médian.

N l e. Nerf labial externe.

R s t. Racine centripète du nerf stomato-gastrique.

R m t. Racine centrifuge du même nerf.

S t. Nerf stomato-gastrique.

N p. Nerf pénial.

Légende détaillée.

Toutes les coupes pratiquées dans le cerveau d'*Helix*, *Arion*, *Zonites* et *Limax* sont dessinées à un grossissement uniforme, mais faible (*Oc. I*, *obj. O*, *ch. cl. Verick*). Elles sont comprises dans les séries suivantes :

Pl. I.

Helix aspersa. — Série A, fig. 1-14; série B, fig. 15-17; série C, fig. 18-22.

Pl. II.

Helix aspersa. — Série D, fig. 23-28; série E, fig. 29-31; série F, fig. 32; série G, fig. 33.
Helix pisana. — Série K, fig. 34-43.

Pl. III.

Helix pisana. — Série K, fig. 44-47; série L, fig. 48-51.
Arion rufus. — Série M, fig. 52-58; série N, fig. 59; série O, fig. 61-63 série P, fig. 64.

Pl. IV.

Arion rufus. — Série Q, fig. 66-72.
Zonites algirus. — Série R, fig. 73-79; série S, fig. 80-83.

Pl. V.

Zonites algirus. — Série S, fig. 84-87.
Limax maximus. — Série T, fig. 88-94; série U, fig. 95-97; série V, fig. 98-100.

Consulter pour toutes les figures de ces diverses séries la légende générale.

Les fig. 101, 102 et 103, Pl. V, ont été dessinées au même grossissement que les coupes cérébrales des séries précédentes.

Fig. 101. — Coupe pratiquée dans les ganglions pédieux d'*Helix aspersa* au niveau de la double commissure *(ca, cp)* qui relie les ganglions *ot*, otocyste.

Fig. 102. — Coupe superficielle pratiquée dans les ganglions pédieux de *Limax maximus* ponr montrer la lobulation caractéristique de ces lobes et la disposition symétrique des paires nerveuses.

Fig. 103 — Coupe pratiquée dans le ganglion terminal du petit tentacule; *ep*, epithelium sensoriel recouvrant l'extrémité du tentacule; les cellules *cg* du type II, placées sous l'epithelium, envoient leurs fibrilles sous forme de faisceaux rayonnants dans la substance ponctuée *mp*. Celle-ci est recouverte de petites cellules *cg* dans les points qui n'ont pas été attaqués par le rasoir.

La fig. 104 montre, d'après la méthode de Golgi, les cellules bipolaires de l'epithelium sensoriel *ep*.

La fig. 60, Pl. III, montre la structure fibrillaire du prolongement externe d'une des cellules symétriques *cs*, fig. 59, au moment où il se divise dans l'épaisseur du lobe cérébro-pédieux.

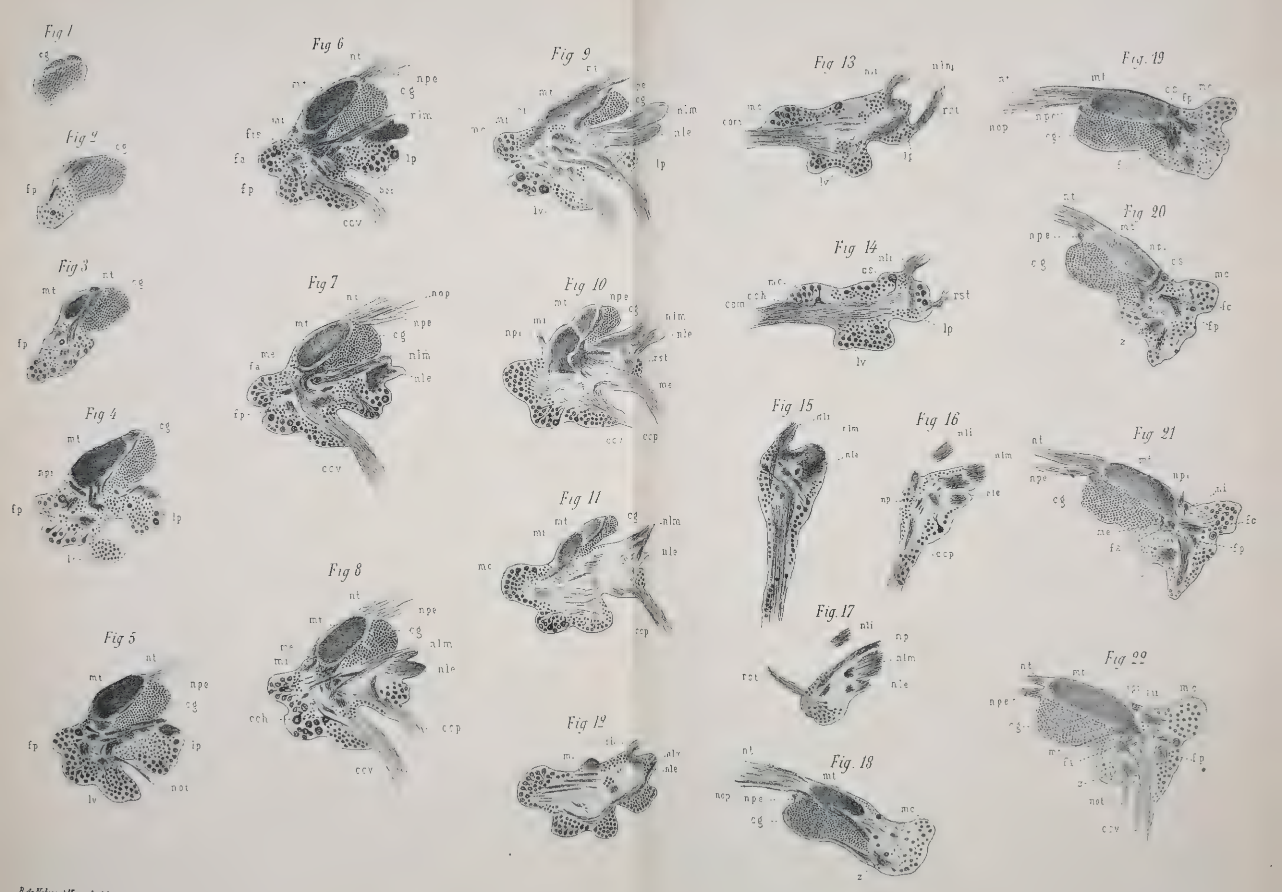
La fig. 65, Pl. III, et les fig. 105 et 106, Pl. V. ont été dessinées au même grossissement. (*Oc. 1, obj. O, ch. cl. Verick*).

Fig. 65. — Coupe pratiquée à travers le centre pédieux d'*Helix aspersa*. Un seul ganglion a été figuré pour montrer la disposition des cellules géantes *cs*, des cellules moyennes *cm* et des cellules petites *cp* autour de la substance ponctuée.

Fig. 105. — Cette figure représente deux cellules du ganglion commissural gauche de *Zonites algirus* réunies en haltère par un prolongement d'union. Cette figure a été donnée à titre d'exception, puisque les cellules nerveuses sont des unités indépendantes.

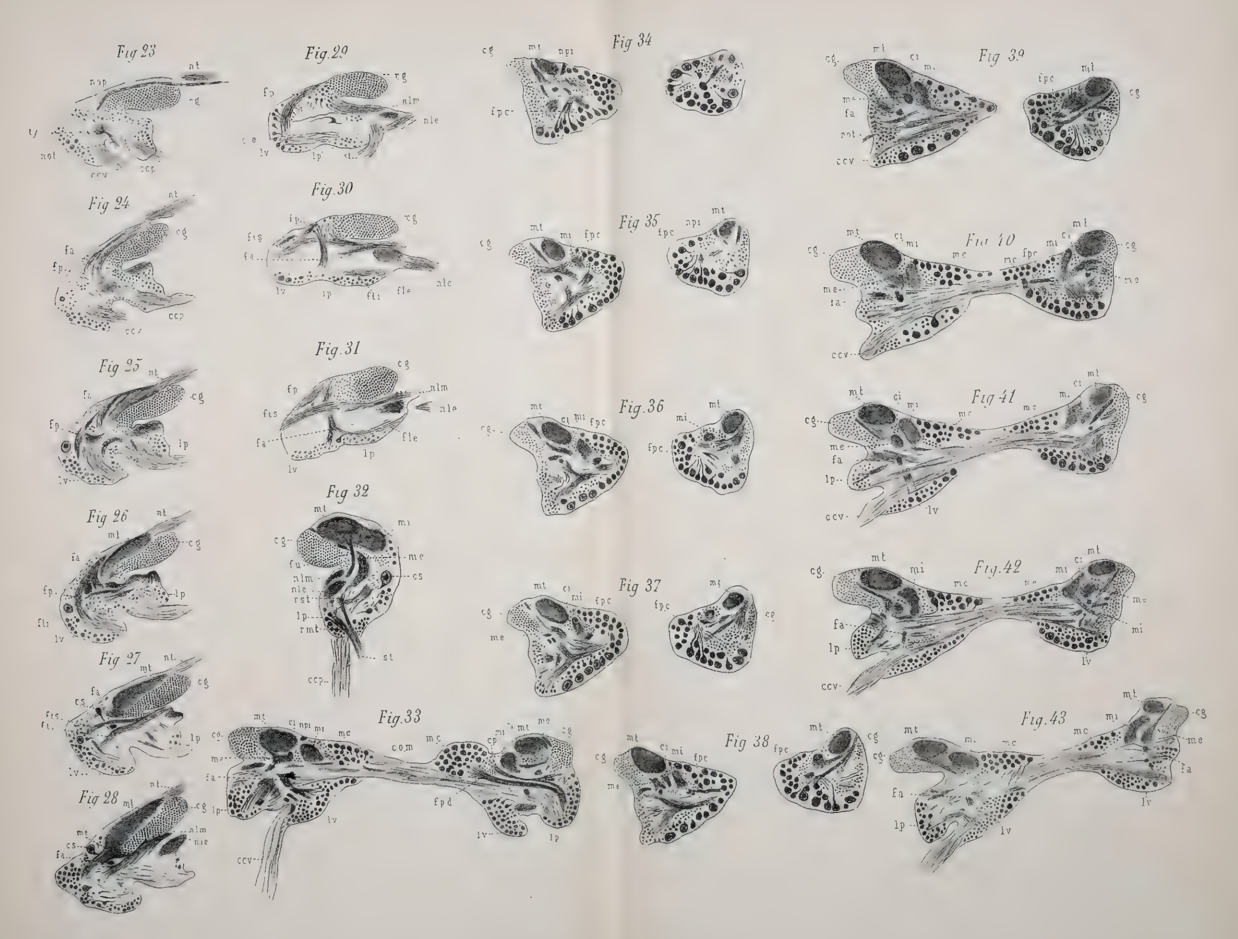
Fig. 106. — Coupe pratiquée dans les ganglions viscéraux d'*Helix aspersa* destinée à montrer principalement la division du prolongement d'origine des cellules géantes *cv, c'v', c'' cv''*.

Bordeaux. — Imp. J. Durand, rue Condillac, 20.



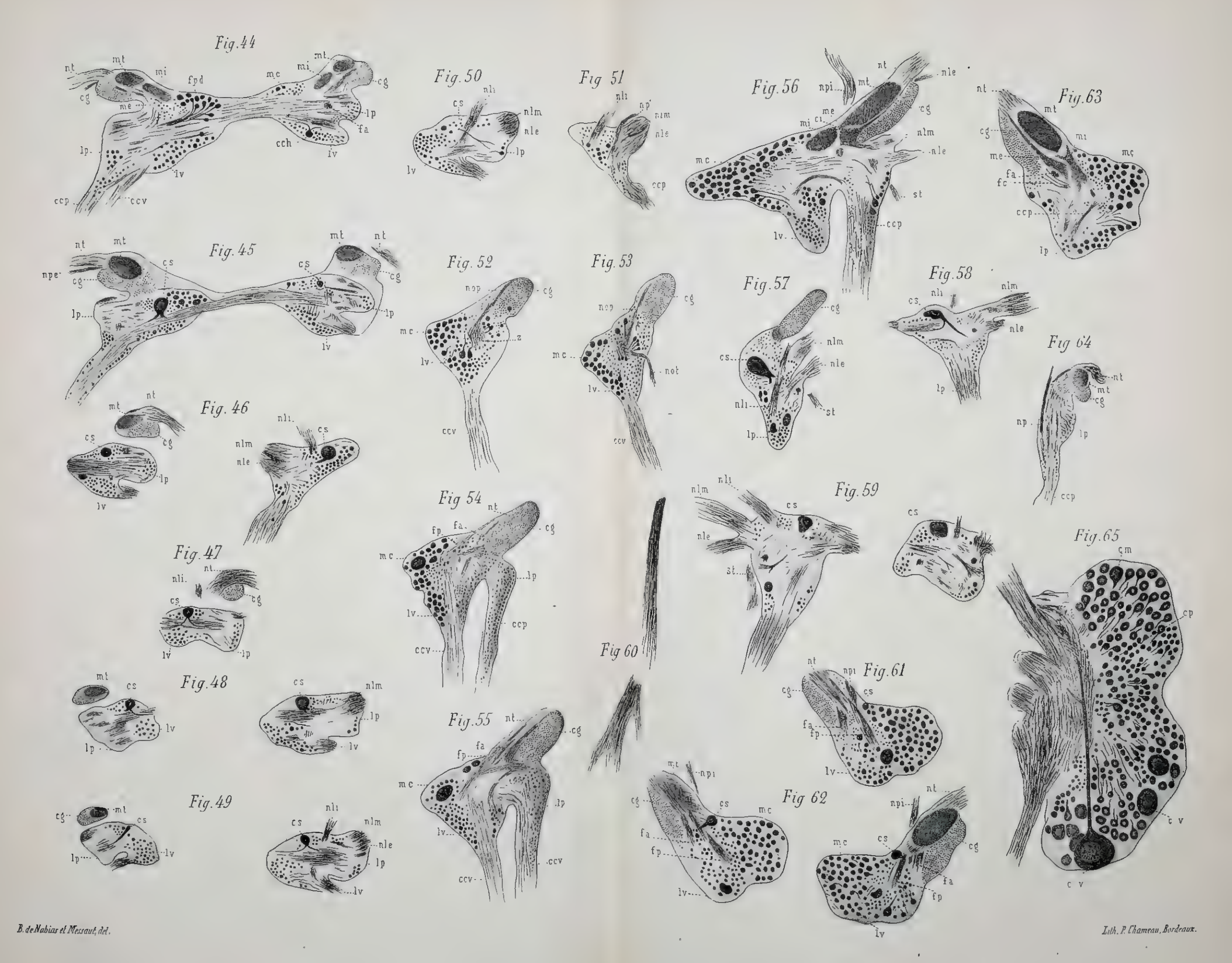
B. de Nabias et Messault, del.

Lith. P. Chameau, Bordeaux.



B de Nabias et Massaut, del

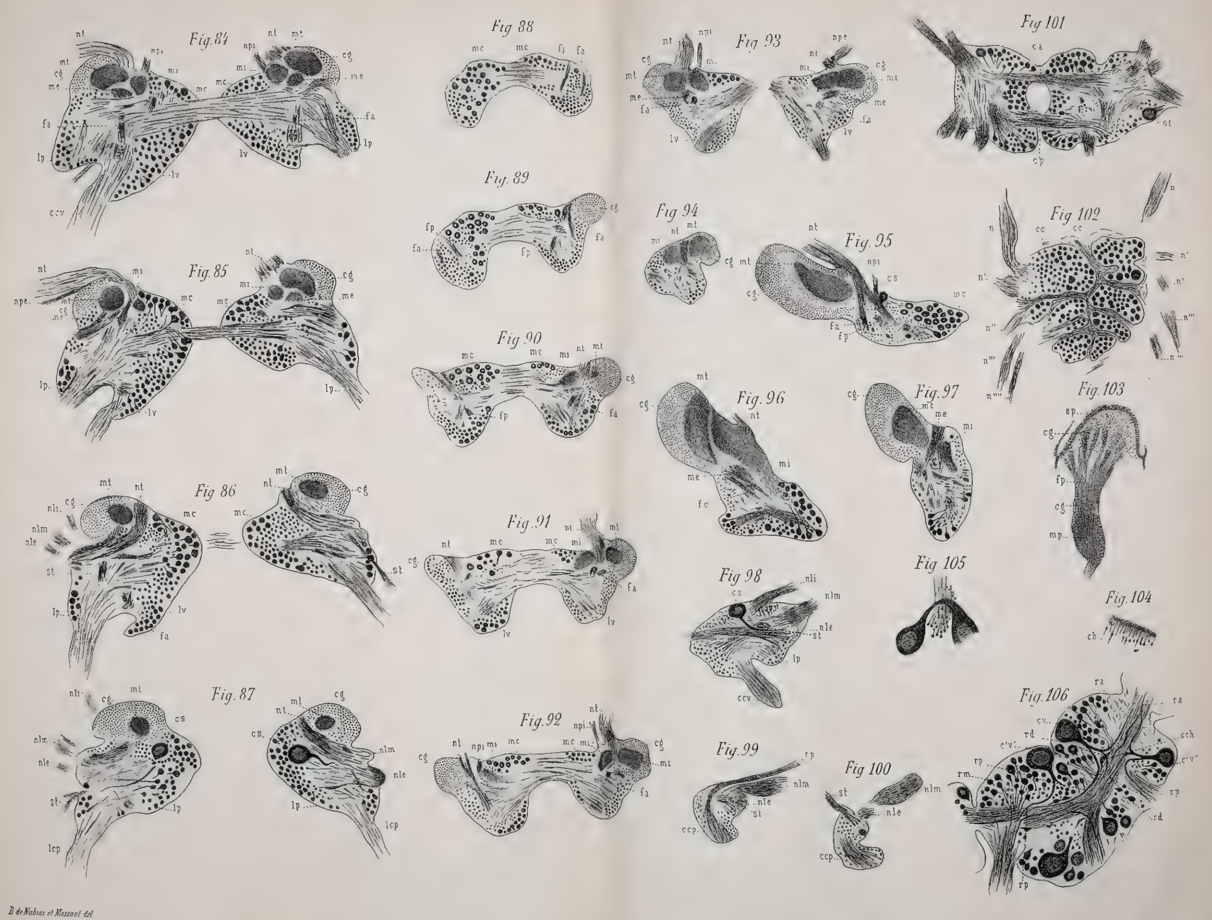
Lith P Chameau, Bordeaux



B. de Nabias et Messaut, del.

Lith. P. Chameau, Bordeaux.


Pl. IV
Fig. 66
Fig. 67
Fig. 68
Fig. 69
Fig. 70
Fig. 71
Fig. 72
Fig. 73
Fig. 74
Fig. 75
Fig. 76
Fig. 77
Fig. 78
Fig. 79
Fig. 80
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 83
B. de Nabias et Messaut, del.
Lith. P. Chaneau, Bordeaux.



B. de Nabias et Messaut del.

Lith. P. Chameau, Bordeaux.



